

## CONTRIBUTION À L'ÉTUDE CARYO-TAXINOMIQUE DES SCITAMINÉES

(avec les planches IX à XIX)

par

S. BISSON, S. GUILLEMET, J.-L. HAMEL

L'ordre des Scitaminées, désigné par HUTCHINSON et la plupart des auteurs contemporains sous le nom de Zingibérales, a toujours semblé constituer une unité naturelle. Il groupe de grandes herbes dont les fleurs sont généralement xygomorphes et remarquables par la réduction plus ou moins poussée de l'androcée. S'il existe six étamines normalement constituées chez le *Ravenala madagascariensis*, il n'y en a plus que cinq fonctionnelles chez les autres Musacées; une seule demeure fertile chez les Zingibéracées; l'unique étamine subsistant chez les Cannacées et les Marantacées ne possède plus qu'une demi-anthère capable de former du pollen. A ces familles il convient d'ajouter celle monogénérique des Lowiacées, dont les quelques espèces d'*Orchidanta* étaient autrefois rattachées aux Musacées parce qu'elles ont cinq étamines; mais elles sont les seules, parmi les Scitaminées, à posséder un ovaire infère. Certains auteurs proposent aussi, depuis quelques années, de subdiviser les Musacées (les Lowiacées une fois exclues) en deux ou trois familles correspondant aux trois sous-familles ou tribus habituellement reconnues; d'autres, moins nombreux, envisagent également d'élever au rang de familles les deux sous-familles des Zingibéracées.

Il a paru intéressant d'entreprendre après d'autres auteurs une étude caryologique de cet ensemble, afin de voir quels arguments pourrait apporter cette discipline à une meilleure compréhension des relations existant entre ces diverses familles et, à l'intérieur d'elles, entre certains genres. De plus il convenait de mieux définir le type nucléaire, qui n'a fait l'objet que d'observations dispersées et rares. Les dénombrements de chromosomes sont au contraire relativement nombreux. Il est regrettable que le manque de matériel n'ait pas permis de définir la position du genre *Phenakospermum* chez les Musacées et de donner une réponse au problème que pose le genre *Orchidanta*, qui, à notre connaissance, n'a pas été abordé de ce point de vue.

Cette étude a été menée par M<sup>lle</sup> S. BISSON, qui examina les Zingibéracées, par S. GUILLEMET, qui s'est occupé des Marantacées et des Musacées, par J.-L. HAMEL, qui se chargea de quelques autres Musacées, des Cannacées et tire les conclusions générales.

\*  
\* \*

Les techniques utilisées pour cette étude caryologique sont celles employées dans les travaux précédents :

Les fixations des méristèmes radiculaires ou de jeunes boutous floraux ont été faites avec les mélanges de NAWASHIN modifié par KARPECHENKO et de HELLY. Les éléments chromatiques ont été habituellement colorés par la méthode de FEULGEN, qui a été parfois associée à une contre-coloration par le vert lumière, afin de suivre l'évolution nucléolaire, ou par le violet-cristal suivant la technique de CLAUSEN. Les coupes transversales et longitudinales sont généralement épaisses de 6,6  $\mu$ . Au cours de l'exposé, un certain nombre de dimensions sont données; elles résultent de mesures faites avec des micromètres oculaires. Elles ne doivent pas être considérées comme des valeurs absolues, puisque la méthode utilisée offre des causes d'erreur. Cependant ces mesures présentent un intérêt en permettant d'établir un ordre de grandeur. De plus, étant toujours effectuées dans les mêmes conditions, elles doivent avoir un coefficient d'incertitude toujours le même. Il en résulte que nous pouvons comparer, pour un même équipement, les longueurs et les épaisseurs des différents chromosomes et comparer entre eux les divers équipements chromosomiques au sein de chaque genre ou de chaque famille. Il est également possible de suivre les variations de la taille des noyaux au cours de la mitose.

Admettant avec la plupart des caryologistes la primauté des chromosomes dans une étude caryo-taxinomique, nous commencerons l'exposé de nos résultats par l'étude de la métaphase et par l'analyse des plaques équatoriales, comme l'a proposé en 1953 l'un de nous, qui distingue d'une part les *stades chromosomiques*, métaphase et anaphase, d'autre part les *stades nucléaires* qui regroupent la télophase, l'interphase et la prophase.

## I. LES MUSACÉES

La famille des Musacées, limitée aux deux seules sous-familles des Musoïdées et des Strélitzioidées, c'est-à-dire telle que la définit MELCHIOR (*loc. cit.*), a fait l'objet de nombreux travaux caryologiques en raison de l'intérêt économique et botanique des végétaux qu'elle rassemble. Pourtant il a semblé utile d'examiner encore quelques plantes appartenant aux différents genres, *Musa*, *Ensete*, *Ravenala*, *Strelitzia* et *Heliconia*, pour établir ou vérifier le dénombrement des chromosomes, mais surtout pour définir leur type nucléaire et décrire leur cycle mitotique, puis pour tirer de ces observations, après comparaison avec les résultats des différents caryologistes, quelques conclusions d'ordre systématique.

\*  
\* \*

Les Musacées sont les seules avec les Lowiacées parmi les Scitaminées à posséder un androcée complètement ou presque complètement fonctionnel; en effet elles possèdent toujours six étamines, normalement toutes fertiles chez le *Ravenala madagascariensis*, mais dont l'une peut disparaître ou plus habituellement demeurer stérile, transformée en staminode, chez les cinq autres genres. Ce caractère est généralement considéré comme la marque d'une certaine ancienneté, alors que la réduction du nombre de pièces florales observée chez les autres Zingibérales semble indiquer une relative jeunesse.

La position des différents genres à l'intérieur des Musacées varie suivant les auteurs. MELCHIOR (*loc. cit.*) divise la famille, privée des Lowiacées, en deux sous-familles, qui sont celles proposées par SCHUMANN en 1900 dans la monographie du Pflanzenreich. Plusieurs caractères justifient en effet cette séparation : la disposition des feuilles et des bractées, qui sont spiralées chez les Musoïdées, et opposées chez les Strélitzioidées.

dées, la nature des fruits, qui sont charnus chez les premières et des capsules loculicides chez les secondes; enfin il n'y a pas de bractées entre les fleurs chez les premières, il y en a chez les secondes. MELCHIOR présente ainsi la famille :

## I. SOUS-FAMILLE DES STRÉLITZIOIDÉES

### 1. TRIBU DES RAVÉNALÉES :

*Ravenala* (Madagascar), *Phenakospermum* (Amérique du Sud);

### 2. TRIBU DES STRÉLITZIÉES :

*Strelitzia* (Sud-est africain);

### 3. TRIBU DES HÉLICONIÉES :

*Heliconia* (régions tropicales et subtropicales de l'Amérique).

## II. SOUS-FAMILLE DES MUSOIDÉES

### TRIBU DES MUSÉES :

*Musa* (régions tropicales de l'Ancien Monde), *Ensete* (principalement Afrique).

Pour NAKAI (1941 et 1948), ces genres doivent être répartis entre trois familles : Musacées, Héliconiacées, et Strélitziacées; celle-ci est à son tour coupée en trois sous-familles : Ravénoïdées, Phénakospermoidées, Strélitzioidées.

En 1955, LANE, qui admet l'existence de la seule famille des Musacées, isole les Héliconioidées parce qu'elles sont des herbes vivaces par un rhizome, alors que les Musoidées, rassemblant les trois tribus des Musées, des Ravénoïdées et Strélitziées, peuvent être considérées comme de petits arbres à tige ligneuse ou comme de grandes herbes ayant une pseudo-tige.

Après une étude anatomique TOMLINSON en 1957 (il présente un tableau schématique, résumant bien l'opinion des différents systématiciens sur les rapports existant entre ces différents genres et le genre *Orchidanta*), estime lui aussi souhaitable de séparer les *Heliconia* des autres Musacées, en remarquant toutefois qu'ils ont plus d'affinités avec les *Musa* qu'avec les Ravénoïdées, et les *Strelitzia*. Les *Musa* se distinguent également de ceux-ci par un certain nombre de caractères anatomiques qui leur sont propres. Par contre il trouve de nombreux points de rapprochement entre les Ravénoïdées et les *Strelitzia* et pense, comme LANE d'ailleurs, que les *Phenakospermum* sont plus proches des *Strelitzia* que du *Ravenala*. Comme cet auteur et comme HUTCHINSON et MELCHIOR, il estime convenable d'isoler le genre *Orchidantha* dans une famille qui lui est propre.

Il résume ainsi ses conclusions :

*Orchidantha*;  
 { *Musa*;  
 { *Ravenala*;  
 { *Strelitzia*;  
 { *Heliconia*;

il représente les affinités intergénériques par un schéma très expressif (schéma A).

Lorsqu'en 1962 il conclut l'ensemble de ses recherches anatomiques sur les Scitamifées, il estime nécessaire de reprendre certaines conceptions de NAKAI (*loc. cit.*) et admet la réduction des Musacées aux deux genres *Ensete* et *Musa*, l'isolement des *Heliconia* dans une famille des Héliconiacées et le groupement des *Ravenala*, *Phenakospermum* et *Strelitzia* sous le nom des Strélitziacées. De telles conclusions étaient en fait esquissées sur le schéma en 1957.

HUTCHINSON, en 1959 comme déjà en 1926, admet l'existence de deux familles distinctes : les Musacées d'une part, qu'il limite lui aussi aux genres *Ensete* et *Musa*, les Strélitziacées d'autre part rassemblant les quatre autres genres : *Strelitzia*, *Ravenala*, *Phenakospermum* et *Heliconia*. C'est également l'avis de SIMMONDS en 1962.

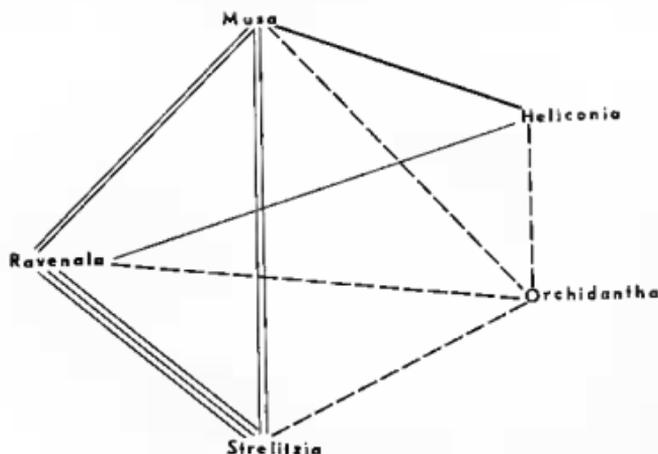


SCHÉMA A (d'après TOMLINSON)

## RECHERCHES PERSONNELLES

### MATÉRIEL

Les six plantes utilisées pour cette étude sont toutes cultivées dans les Serres du Muséum :

Espèces	Origine géographique
<i>Ravenala madagascariensis</i> Adams.	Madagascar.
<i>Strelitzia reginae</i> Banks.	Le Cap.
<i>Heliconia humilis</i> Jacquin.	Guyane.
<i>Heliconia nutans</i> R. E. Woodson.	Panama.
<i>Ensete Gilletii</i> (de Willd.) Cheesman.	Cameroun (1).
<i>Musa sumatrana</i> Becc. (2).	

(1) Cette plante a été récoltée au Cameroun par Jean-Louis et Aline RAYNAL dans la station où avait été recueilli l'échantillon qui avait servi de type pour la description du *Musa elephatorum* par SCHUMANN et WARBURG. Ce qui leur avait fait supposer qu'ils avaient peut-être retrouvé la plante trop sommairement décrite par les deux auteurs allemands et dont le type a été détruit à Berlin. BAKER et SIMMONDS (1953) jugeaient devoir rejeter cette appellation qu'ils qualifiaient de *nomen dubium*. Après vérification, J. KOEHLIN, dans la Flore du Cameroun, considère que cette plante n'est autre que l'*Ensete Gilletii*, comme l'estiment également M. et M<sup>me</sup> RAYNAL, qui en ont découvert plusieurs stations au Cameroun.

(2) La plante cultivée sous ce nom, reçue du Jardin botanique de Gênes en 1961, présente dans sa jeunesse les caractères attribués au *Musa sumatrana* par BECCARI, en particulier ses feuilles sont ornées de taches rouges. Sans doute conviendrait-il de ne plus la nommer ainsi; en effet, malgré le complément de diagnose donné par RIDLEY en 1926, la plante de BECCARI n'est pas parfaitement définie, comme l'ont montré CHEESMAN (1947 b et 1948), puis SIMMONDS (1960). Celui-ci, reprenant une suggestion de CHEESMAN, pense que le *M. sumatrana* « ist most probably a subsp. of *M. acuminata* Colla ». Dans les serres du Muséum, la plante n'a encore ni fleuri ni fructifié, ce qui aurait peut-être permis de vérifier cette proposition. Tout en reconnaissant le caractère très contestable de ce nom, il nous paraît plus sage de le lui laisser jusqu'à ce qu'il soit possible d'identifier la plante.

## DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES CARYOLOGIQUES

Pour présenter ces résultats nous suivrons l'ordre taxinomique retenu par MELCHIOR, après modification de celui présenté par SCHUMANN.

## I. Stades chromosomiques.

## A. MÉTAPHASE.

En vue latérale, les métaphases montrent les chromosomes groupés généralement sur un même plan. Ils forment alors une ligne compacte perpendiculaire aux fibres du fuseau toujours visible. La lecture des plaques équatoriales est généralement assez aisée, bien que parfois les chromosomes se tassent les uns contre les autres et dessinent des figures apparemment continues, ne permettant pas de distinguer avec précision leurs extrémités respectives.

## I. STRÉLITZIROIDÉES

## a. RAVÉNALÉES.

*Ravenala madagascariensis* :

Nous avons retrouvé les 22 chromosomes somatiques déjà observés par plusieurs auteurs chez cette espèce. Les plaques équatoriales sont tantôt circulaires et elles ont un diamètre mesurant entre 6,5 et 7  $\mu$ , tantôt grossièrement elliptiques et la longueur de leurs axes peut varier de 3,5  $\mu$  à près de 8  $\mu$ .

Dans la plupart des cas, il est possible de reconnaître les 11 paires chromosomiques : deux chromosomes *a*, nettement hétérobrachiaux et présentant une contraction secondaire, dépassent largement 2  $\mu$ ; quatre autres, *b* et *c* sensiblement isobrachiaux, atteignent 2  $\mu$ . Huit chromosomes, légèrement moins longs, se reconnaissent deux à deux grâce à la dissymétrie plus ou moins marquée de leurs bras. Trois autres paires peuvent être reconnues par leurs chromosomes mesurant 1,5  $\mu$  et à peu près isobrachiaux. Enfin il existe deux chromosomes plus courts (1,2  $\mu$ ), dont l'aspect rappelle des bâtonnets à peine courbés; mais sur quelques plaques équatoriales, il est possible de voir qu'ils sont constitués de deux bras vraisemblablement égaux. L'épaisseur moyenne est pour tous de 0,3  $\mu$  (Pl. IV, fig. 7 et Pl. XVIII, photo 1).

## b. STRÉLITZIÉES.

*Strelitzia reginae* :

Cette espèce possède 14 chromosomes, épais habituellement de 0,4  $\mu$ . Quelquefois après le fixateur de Nawashin, ils prennent un aspect plus trapu, étant à la fois plus larges et moins grands.

Les sept paires qu'ils forment sont presque toujours reconnaissables, sur les diverses plaques équatoriales (pl. IX, fig. 8 et pl. XVII, photo 2).

Deux d'entre eux, *a*, nettement plus grands que les autres, se remarquent facilement: ils ont environ 3,5  $\mu$  et ont des bras inégaux; quatre autres, longs de 3  $\mu$ , se reconnaissent parce que deux sont quasi isobrachiaux, *b*, et deux sont très dissymétriques, *c*; six autres mesurent plus de 2,5  $\mu$  et forment trois paires caractéristiques: l'une groupe des chromosomes dont les bras sont égaux, *d*, la seconde des chromosomes dont un des bras est plus de deux fois plus court que l'autre, *e*, la troisième accouplent des chromosomes encore plus asymétriques, très souvent caractérisés par un satellite porté à l'extrémité du petit bras, *f*. Ces satellites ne sont malheureusement pas toujours visibles; les deux derniers chromosomes qui atteignent presque 2  $\mu$  ont la forme de bâtonnets légèrement incurvés et paraissent formés de deux bras de taille à peu près équivalente, *g*.

## c. HÉLICONIÉES.

1. *Heliconia humilis* :

Cette espèce est classée par SCHUMANN dans la première des deux sections, *Taenio-strobis* O. Ktze, qu'il reconnaît à l'intérieur de ce genre.

Elle possède, comme plusieurs autres *Heliconia*, 24 chromosomes, remarquables par leurs petites dimensions; en effet les quatre plus grands dépassent légèrement  $1 \mu$ , les quatre plus petits atteignent à peine  $0,7 \mu$  et leur épaisseur moyenne est de  $0,4 \mu$ . Il est très remarquable que les seize autres chromosomes peuvent être également groupés par doubles paires : quatre sont un peu plus courts que les quatre premiers, quatre autres sont sensiblement plus longs que les plus petits et les huit autres ont moins de  $1 \mu$ . Ils ont tous la forme de grains légèrement rétrécis dans leur région moyenne, sans doute est-ce à ce niveau que doit se trouver le centromère; ils seraient tous à peu près isobrachiux (pl. IX, fig. 9 et pl. XVII, photo 4).

2. *Heliconia nutans* :

Cet *Heliconia* se range également dans la section *Taenio-strobis* et paraît très voisin de l'*H. marginata*. Il est aussi caractérisé par 24 chromosomes dont les dimensions sont voisines de celles observées chez l'espèce précédente. Cependant ils sont toujours plus grêles, car leur épaisseur est à peine de  $0,3 \mu$ , et légèrement plus longs. De plus quelques-uns d'entre eux sont manifestement hétérobrachiux. C'est en particulier le cas des quatre plus grands chromosomes, ayant en moyenne  $1,5 \mu$ ; il arrive même que le petit bras se trouve éloigné du grand et puisse être pris à première vue pour un satellite. Cependant un examen attentif ne permet pas de retenir cette hypothèse; souvent d'ailleurs un seul chromosome prend cette apparence anormale alors que les autres montrent leurs deux bras seulement séparés par ce qui correspond vraisemblablement à l'emplacement du centromère, qui n'est jamais discernable. Cette inégalité des bras se retrouve chez quatre autres chromosomes qui n'atteignent pas  $1 \mu$ . Chez cette espèce encore il semble que les chromosomes puissent être groupés par doubles paires; on observe toujours également quatre chromosomes plus courts que les autres ( $0,8 \mu$ ) (pl. IX, fig. 10 et pl. XVIII, photo 3).

## II. MUSOÏDÉES

1. *Ensete Gilletii* :

Dans les cellules du méristème cortical, les métaphases montrent 18 chromosomes qui, dans la plupart des plaques, peuvent être appariés d'après leurs formes et leurs dimensions relatives (Pl. IX, fig. 11 et Pl. XIX, photo 6 a et b).

Les deux chromosomes les plus grands, *a*, mesurant  $2,8 \mu$ , aux bras inégaux, nettement incurvés, dessinent une sorte de « L ». Le couple, *b*, en forme de « S », légèrement moins long que le précédent ( $2,6 \mu$ ), présente un étranglement au niveau des centromères. Les deux paires, *c* et *d*, ont la même longueur :  $2,5 \mu$ ; chez les chromosomes, *c*, nettement hétérobrachiux, le grand bras est trois fois plus long que l'autre; les *d*, le plus souvent droits, prennent parfois une forme plus ou moins irrégulière. Les quatre chromosomes, *e* et *f*, de même longueur ( $2,4 \mu$ ) se distinguent seulement par leur forme. La première paire, *e*, est en « V » ouvert alors que la seconde, *f*, a l'aspect d'un « U ». Les trois dernières paires, *g*, *h*, *i*, sont des bâtonnets plus ou moins incurvés. Des différences de longueur :  $1,8 \mu$  pour *g*,  $1,5 \mu$  pour *h* et  $1,2 \mu$  pour *i*, permettent de les reconnaître.

Tous ces chromosomes ont sensiblement la même épaisseur ( $0,4 \mu$ ).

2. *Musa sumatrana* :

Les 22 chromosomes dénombrés forment des plaques équatoriales qui atteignent le plus souvent  $8 \mu$  de diamètre; leur épaisseur dépassent légèrement  $0,4 \mu$  (pl. IX, fig. 12 et Pl. XIX, photo 7). Parmi ceux-ci, nous en distinguons :

- 4 grands en forme de « U » et dont la longueur est voisine de  $2 \mu$ ;
- 1 couple en bâtonnets droits légèrement moins longs, ayant vraisemblablement deux bras inégaux;
- 1 autre couple, en « V », isobrachiaux de  $1,6 \mu$  de long et qui présentent un étranglement au niveau du centromère.

Les seize autres chromosomes, en bâtonnets plus ou moins arqués, ont des tailles comprises entre  $1,6 \mu$  et  $1,2 \mu$ .

Le nombre important de métaphases rencontrées dans une même coupe permet de penser que ce stade est relativement long. Par contre, l'extrême rareté avec laquelle il nous a été possible d'observer des images anaphasiques et télophasiques nous font supposer que ces stades se déroulent très rapidement, chez cette plante.

## B. ANAPHASE.

Chez toutes les Musacées observées autres que les *Heliconia*, les chromosomes-fils commencent par dégager leurs bras de la plaque équatoriale. Une fois ces derniers dédoublés, les régions centromériques quittent à leur tour l'équateur. Les images d'anaphases avancées nous montrent que les chromosomes en « V » ont leurs pointes tournées vers les pôles fusoriaux. Il s'est donc produit un phénomène de bascule amenant les bras des chromosomes à demeurer en arrière des centromères.

En coupe transversale, à ce stade, on observe des petites masses faiblement chromatiques indiquant que tous les bras chromosomiques ont une section circulaire. Leur nombre est toujours inférieur au double du nombre des chromosomes. C'est ainsi que chez l'*Ensete Gillettii* on en peut compter une trentaine.

À leur arrivée aux pôles, les régions centromériques se rapprochent les unes des autres et les bras des chromosomes tendent à prendre une position plus ou moins rayonnante.

Chez les *Heliconia*, en raison de la faible taille des chromosomes les phénomènes sont moins facilement observables. Très rapidement on distingue deux bandes chromatiques parallèles traînant derrière elle un ou deux bras chromosomiques dépassant à peine et s'éloignant l'une de l'autre d'une manière à peu près symétrique par rapport au plan équatorial dans le complexe en forme de fuseau où se déplacent les chromosomes.

## 2. Stades nucléaires.

## A. TÉLOPHASE.

Lorsque la membrane nucléaire est réapparue, on constate chez toutes les espèces que les chromosomes perdent leur individualité. Il ne reste bientôt plus dans le noyau-fils que quelques chromocentres plus ou moins gros, tous faiblement chromatiques, qui sont rapidement refoulés vers la périphérie à l'apparition des nucléoles, généralement deux. La fusion de ces derniers marque la fin de la télophase. À ce stade la taille du noyau relativement encore exigüe ne permet pas toujours d'observer clairement le réticulum. Cependant au voisinage des chromocentres on constate toujours la présence de filaments fins présentant une coloration rose pâle après la réaction de Feulgen.

## B. INTERPHASE.

Toutes les espèces observées, quel qu'en soit le genre, ont toutes des noyaux disréticulés à chromocentres. Mais en raison des dimensions variées des chromosomes qui les caractérisent, il existe des différences aussi bien dans l'aspect, la taille, le nombre des chromocentres que dans la densité du réseau dont les filaments sont aussi plus ou moins colorés et plus ou moins nets.

Chez le *Strelitzia reginae* (Pl. IX, fig. 1), comme chez le *Ravenala madagascariensis* (Pl. IX, fig. 2), l'enchylème demeure clair après la réaction de Feulgen. Il est traversé par des filaments chromatiques rose pâle traçant un réseau irrégulier bien caractérisé, même avec le fixateur de Helly. Sur ce réticulum, se détachent çà et là, parce que très rouges, des chromocentres : une dizaine chez le premier, assez gros (0,5  $\mu$  environ de diamètre), dont deux ou trois, grossièrement en forme d'olive, paraissent plus importants; sept à huit chez le second, et bien plus grêles (ils ont un diamètre de 0,3  $\mu$ ). Il ne semble pas y avoir habituellement chez le *Strelitzia* ces chromocentres voisins du nucléole qui avaient attiré l'attention de DOULAT (1964).

Les deux *Heliconia* ont des noyaux somatiques peu chromatiques. Une dizaine de chromocentres réduits à des points, d'un rouge pâle après la réaction de Feulgen, se trouvent çà et là sur le lacin rosâtre d'un semi-réticulum, peu dense et seulement net par place, comme s'il se perdait dans l'enchylème qu'il teinte d'un rose léger (Pl. IX, fig. 3 et 4 a).

Le *Musa* et l'*Ensete* ont des structures nucléaires voisines. Chez eux le caryoplasme entourant un nucléole homogène et unique est structuré, plus nettement chez le premier que chez le second, légèrement teinté en rose, après la réaction nucléaire de Feulgen; on y observe des chromocentres aux contours plus ou moins nets, une douzaine chez l'*Ensete*, dix-huit à vingt chez le *Musa*, apparemment reliés entre eux par de fins filaments qui figurent un réseau à larges mailles inégales (Pl. IX, fig. 5 a et 6 b).

Nous trouvons donc chez les Musacées, des noyaux correspondant aux différents types de ce que M<sup>lle</sup> DELAY appelle des noyaux semi-réticulés chromocentriques.

## C. LES NOYAUX QUIESCENTS.

Chez les *Heliconia*, les noyaux quiescents restent semi-réticulés; très souvent d'une taille réduite, ils n'ont pratiquement plus de chromocentres; il n'en reste plus que trois ou quatre, peu colorés. Mais les mêmes filaments du réseau se détachent sur l'enchylème devenu incolore.

Les noyaux quiescents dans les tissus différenciés du *Strelitzia reginae* sont beaucoup plus petits que les noyaux interphasiques. Très souvent ils prennent des formes irrégulières. Le réseau y est nettement marqué et on remarque à côté des chromocentres normaux, de deux à quatre grosses masses chromatiques allongées qui correspondent vraisemblablement à l'apparition de chromocentres composés, résultat de l'alignement de plusieurs chromocentres simples tels qu'ils existent dans les noyaux interphasiques.

Chez l'*Ensete* et le *Musa* on constate également que les noyaux des tissus différenciés sont près de deux fois plus petits que les noyaux méristématiques. L'enchylème y apparaît plus nettement structuré et les chromocentres sont beaucoup plus chromatiques. (Pl. IX, fig. 6 a, chez le *Musa*).

## D. PROPHASE.

Le déroulement de la prophase, chez ces végétaux, s'effectue suivant les processus habituels des noyaux semi-réticulés à chromocentres. Les seules différences observées sont liées aux dissemblances des structures interphasiques, liées surtout à la densité apparente du réseau : là où il est le plus net, là se formeront des filaments

chromatiques, plus longs et souvent aussi plus colorés, donnant en définitive également des chromosomes plus grands. Il suffit vraisemblablement de décrire ce stade chez une seule espèce qui présente justement une évolution particulière du nucléole : *Ensete Gilletii*.

Le début de la prophase se manifeste par un gonflement du noyau. Corrélativement, sa coloration s'éclaircit. Les quelques mailles du réticulum visibles dans le noyau interphasique s'estompent, tandis que progressivement à partir des chromocentres se constituent des filaments peu chromatiques d'abord, plus ou moins longs, s'épaississant et uniformisant leur coloration. Rapidement la position des chromocentres sur ces bandes n'est plus décelable (Pl. IX, fig. 5 b).

Chez cette espèce, dans la majorité des cas, le nucléole, au cours de la prophase, s'étire, puis se scinde en deux sphères d'inégale importance. Autour d'elles, à la fin de ce stade, et chez les autres Musacées, autour du nucléole demeuré unique, se groupent les « préchromosomes », alors très nettement colorés et dont la forme obtenue par contraction et spiralisation de chacune des bandes chromatiques, rappelle déjà celle des chromosomes métaphasiques.

La disparition brutale du nucléole ou des nucléoles, ainsi que celle de la membrane nucléaire, est suivie par la disposition des chromosomes sur un même plan.

## DISCUSSION DES RÉSULTATS

### 1. La structure nucléaire.

Les Musacées étudiées ici, quel que soit le genre, possèdent des noyaux disréticulés chromocentriques : l'enclenchement parfois légèrement teinté en rose pâle est traversé par des filaments chromatiques plus ou moins ténus, plus ou moins nettement discernables représentant les éléments d'un réseau léger, sur lesquels se trouvent des chromocentres. On a là ce que C. DELAY nomme des noyaux semi-réticulés à chromocentres. C'est le type que décrivaient, déjà en 1934, sommairement EICHHORN et FRANQUET, puis en 1935, avec plus de détails le premier, chez le *Musa Ensete* (il convient de l'appeler maintenant *Ensete ventricosum* (Velv.) Cheesman depuis que CHEESMAN en 1947 a montré la valeur de ce genre créé en 1862 par HORANINOV, qui avait lui-même nommé cette espèce *Ensete edule*, que KOUPRIANOVA (1955), d'après les caractères palynologiques, BAKER et SIMMONDS (1953), puis SIMMONDS (1960 a), d'après les données caryologiques en ont confirmé le bien-fondé).

EICHHORN voit en effet, après fixation, soit au liquide de Helly, soit au mélange de NAWASHIN, et coloration par l'hématoxyline, des granulations (les chromocentres) « disposés à travers la cavité nucléaire, sans ordre apparent, et il semble bien que ce soit elles que signala TISCHLER dans son étude sur le *Musa* (1910) au cours de laquelle d'ailleurs, il n'envisagea pas le cycle évolutif du chromosome somatique, ni les rapports possibles entre chromocentres et chromosomes. Outre ces granulations et le fond peu chromatique, qui paraît bien être toutefois un réseau, il existe un volumineux nucléole placé généralement au centre de la cavité nucléaire (fig. 9) ». Sur cette figure le réticulum apparaît nettement esquissé.

Chez le *Strelitzia reginae*, le réseau est toujours nettement apparent, aussi bien après le fixateur de Nawashin qu'après celui de Helly. Cependant DOULAT (1946) ne l'a point observé chez cette même espèce. Il écrit en effet : « les euchromocentres fortement rouge violacé intense (après coloration combinée par la méthode de Feulgen et le vert lumière), appliqués à la périphérie du nucléoplasme ne repose sur aucun réseau chromatique... » Il admet pourtant que les plus gros chromocentres semblent avoir « une structure hétérogène chromonématique » et signale que le nucléoplasme a des « reflets verdâtres ou rosés très atténués ».

Nous retrouvons ici la difficulté souvent signalée de reconnaître ou non la présence du « semi-réseau » quand on se trouve en présence de ce type de noyau. Nous pensons cependant qu'il est difficile d'admettre les conclusions de DOULAT, car l'existence du réseau est incontestable, dans les noyaux interphasiques et plus nette encore dans les noyaux quiescents.

Les *Heliconia* ont des noyaux semi-réticulés, mais chez eux, le réseau, toujours peu coloré, est lâche, comme si les filaments devenant bientôt trop fins pour demeurer visibles se perdaient dans l'enchylème, qui apparaît alors teinté en rose après la réaction de Feulgen.

Les noyaux des *Heliconia* sont remarquables aussi par la réduction du nombre des chromocentres, et par leur volume toujours fort réduit. Ils se distinguent ainsi des autres Musacées chez qui les chromocentres sont généralement bien visibles et très colorés, et de dimensions appréciables avec un micromètre oculaire. Ils sont aussi très souvent de tailles différentes : le plus grand nombre d'entre eux ont un aspect de petites boules, mais quelques-uns sont ovoïdes et nettement plus importants. Chez le *Musa* et l'*Ensete*, comme chez le *Ravenala*, ils sont moins nombreux que les chromosomes. Chez le *Strelitzia* au contraire leur nombre atteint souvent celui des chromosomes, comme l'avait remarqué DOULAT.

Il apparaît donc, en conclusion de cette étude que les Musacées étudiées possèdent des noyaux disréticulés du type B (chromocentres moins nombreux que les chromosomes), à l'exception de ceux du *Strelitzia reginae* qui appartiennent au type C (chromocentres et chromosomes pouvant être aussi nombreux).

## 2. Les chromosomes, leurs rapports avec la structure nucléaire.

Si nous nous référons ici encore à la classification des chromosomes proposée par Cécile DELAY (*loc. cit.*), en utilisant leur longueur comme critère, les chromosomes des Musacées observés ici peuvent être appelés « courts » puisqu'ils n'atteignent pas habituellement  $3 \mu$ . Selon cet auteur, les plantes possédant de tels chromosomes doivent avoir des noyaux appartenant soit au type aréticulé, soit au type semi-réticulé. Les genres *Musa*, *Ensete*, *Ravenala*, comme on pouvait le supposer, ayant des chromosomes relativement grands, possèdent effectivement des noyaux semi-réticulés. Il paraît également normal d'admettre cette structure nucléaire pour le *Strelitzia reginae*, remarquable par ses chromosomes dont deux au moins pourraient être qualifiés de « moyen » puisqu'ils mesurent  $3,5 \mu$ , que quatre autres ont nettement  $3 \mu$  et que les plus petits atteignent  $2 \mu$ . De telles dimensions chromosomiques ne paraissent guère compatibles avec les noyaux aréticulés que lui attribuait DOULAT.

## 3. La mitose.

L'examen de la mitose chez les Musacées montre quelle se déroule suivant le schéma classique caractéristique des noyaux semi-réticulés. EICHORN, dès 1935 (*loc. cit.*), en avait reconnu les principales étapes, bien qu'il ne connaisse point encore la structure chromonématique des chromosomes.

DOULAT (*loc. cit.*) s'est spécialement intéressé au devenir des chromocentres situés au voisinage du nucléole chez le *Strelitzia reginae* afin de savoir s'ils correspondaient aux satellites portés par deux des quatorze chromosomes observés chez cette espèce. Il constate qu'il lui est impossible « d'affirmer la présence d'un tractus coloré reliant ce nucléole avec les granules chromatiques voisins », qui donneraient à ceux-ci un caractère de satellites. Mais il estime qu'au cours de la prophase il y a des contacts indubitables entre certaines régions des branches achromatiques des filaments chromosomiques en voie de formation et le nucléole en voie de décoloration. Il ne nous a pas été possible de déceler de tels contacts. Certes il peut y en avoir au moment où les filaments peu chromatiques parcourent tout le volume nucléaire, mais ils ne semblent

du qu'à l'encombrement de ce volume sans avoir une valeur fonctionnelle. De même nous n'avons pu voir les chromocentres toujours placés au voisinage des nucléoles; il arrive d'y en avoir, mais cela paraît fortuit.

CHAKRAVORTI, qui utilise la méthode de coloration mise au point par SEMMENS et BHADURI (1939), observe à la télophase chez divers *Heliconia* l'apparition de nombreux petits nucléoles (généralement une douzaine) qui se formeraient aux niveaux des « constructions nucléolaires » portées par plusieurs chromosomes, qu'il reconnaît munis de satellites ou de constriction secondaires, ou encore d'appendices ténus correspondant aux filaments attachant des satellites maintenant perdus. Il ne nous a pas été possible, avec les techniques employées ici de vérifier ce phénomène.

Par contre il convient de signaler que le nucléole, chez l'*Ensete Gilletii*, s'étire au cours de la prophase et se scinde en deux masses inégales, demeurant jusqu'au moment où les « préchromosomes » vont se disposer en plaque équatoriale.

#### 4. Liste des nombres chromosomiques.

Il ne nous paraît pas nécessaire de présenter ici tous les nombres chromosomiques déterminés chez les *Musa*; en effet les monographies de SIMMONDS (1962-1966) et ses nombreuses notes ont rassemblé tous les résultats connus à leur sujet. Il suffit de rappeler quelques dénombrements concernant des Bananiers sauvages.

##### SOUS-FAMILLE 1 : STRÉLITZIOIDÉES

	<i>n</i>	<i>2n</i>	
TRIBU 1 : RAVÉNALÉES.			
<i>Ravenala madagascariensis</i> Ada	11	22	CHEESMAN, LARTER 1935. SIMMONDS 1954.
		22	SHARMA, BHATTACHARYYA 1954.
		22	SATO 1960.
		22	HAMEL.
TRIBU 2 : STRÉLITZIÉES.			
<i>Strelitzia reginae</i> Banks.		14	CHEESMAN, LARTER 1935.
		14	DOULAT 1946.
		14	SATO 1960.
		14	HAMEL.
<i>S. Nicolai</i> Regel et Kein.		14	SATO 1960.
<i>S. augusta</i> Thunb.		22	CHEESMAN, LARTER 1935.
	11 II ou 11V + 9II		SIMMONDS 1954.
		22	SATO 1948 et 1960.
TRIBU 3 : HÉLICONIÉES.			
<i>Heliconia Bihai</i> L.		24	CHEESMAN, LARTER 1935.
		12	SIMMONDS 1954.
		24	CHAKRAVORTI 1960.
		24	VENKATASUBBAN 1946.
<i>H. aurea-striata</i> Hort. (= <i>H. Bihai</i> ).		24	HAMEL.
<i>H. humilis</i> Jacquin.		24	HAMEL.
<i>H. nutans</i> R. E. Woodson.		24	HAMEL.
<i>H. brasiliensis</i> Hook.		24	VENKATASUBBAN 1946.
<i>H. psittacorum</i> L. f.		24	CHEESMAN, LARTER 1935.
		24	CHAKRAVORTI 1960.

	<i>n</i>	<i>2n</i>	
<i>H. brevispatha</i> Hook. f.		24	CHEESMAN, LARTER 1935.
<i>H. illustris</i> Hort.		24	VENKATASUBBAN 1946.
<i>H. insignis</i> Sesse et Moc.		24	CHEESMAN, LARTER 1935.
<i>H. rubra</i> .		26	VENKATASUBBAN 1946.
		24	CHAKRAVORTI 1960.
<i>H. sp. II.</i>		24	CHAKRAVORTI 1960.
<i>H. sp. I.</i>		22	CHAKRAVORTI 1960.
<i>H. cheesmanii</i> Van Hoote		22	CHEESMAN, LARTER 1935.
<i>H. metallica</i> Planch. et Linden.	16, 18,	20, 22.	AGHARKAR, BADHURI 1935
		22	CHAKRAVORTI 1960.

## SOUS-FAMILLE II : MUSOIDÉES

## TRIBU 4 : MUSÉES.

*Ensete ventricosum* (Velw.)  
Cheesman (= *E. edule*  
Horan).

18 CHEESMAN, LARTER 1935.  
(3).  
18 VENKATASUBBAN 1946 (3).

*E. ventricosum* var. Abyssinian.

20 WHITE 1928 (3).

*E. ventricosum* (= *E. buchanani*).

18 JANAKI AMMAL 1945 (3).

*E. ventricosum* (= *E. daryae*).

18 DODDS 1945 (3).

*E. Gilletii* (de Wild.)  
Cheesman.

18 (?) WHITE 1928 (3).  
18 DODDS 1945 (3).  
18 GUILLEMET.

## Section I : Australimusa :

*Musa textilis* Née.

9II + 2I

20 CHEESMAN, LARTER 1935.  
SIMMONDS, DODDS 1949.

*M. textilis*, diverses variétés.

10

20 PANCHO, CAPINPIN 1960.

*M. textilis*, var. Minay.

21 PANCHO, CAPINPIN 1960.

*M. textilis*, var. Minay.

20 VALMAYOR *et alii* 1956.

*M. textilis*, deux variétés.

22 WHITE 1928.

*M. peekelii* Lauterb.

20 SIMMONDS, DODDS 1949.

*M. lalodensis* Cheesman.

10II

20 SIMMONDS, DODDS 1949.

## Section II : Callimusa :

*Musa coccinea* Andr.

10II

20 CHEESMAN, LARTER 1935.

*M. violascens* Ridl.

20 SIMMONDS, DODDS 1949.

20 SIMMONDS, DODDS 1942.

10II

SIMMONDS, DODDS 1949.

*M. borneensis* Becc.

20 CHEESMAN 1945.

10II

20 SIMMONDS, DODDS 1949.

(3) Les plantes sont toutes appelées *Musa* par les caryologistes qui les ont étudiées.

	<i>n</i>	<i>2n</i>	
Section III : <i>Eumusa</i> :			
<i>Musa itinerans</i> Cheesman.	11II	22	SIMMONDS, DODDS 1949.
<i>M. Basjoo</i> Sieb. et Zucc.	11		d'ANGREMOND 1914.
	11II	22	CHEESMAN, DODDS 1942.
	11II	22	SIMMONDS, DODDS 1949?
<i>M. schizocarpa</i> Simmonds		22	MORINAGA <i>et alii</i> 1929.
<i>M. balbisiana</i> Colla.	11II ou 10II + 2I	22	SIMMONDS, DODDS.
<i>M. nagensium</i> Prain.	11II	22	WILSON 1946.
<i>M. acuminata</i> Colla.		22	CHEESMAN, LARTER 1935.
	11II		SIMMONDS 1954.
		33	SIMMONDS, SHEPHERD 1955.
<i>M. acuminata</i> ssp. <i>malaccensis</i> (Ridl.) Simmonds		22	CHEESMAN 1931.
		22	CHEEMA, BHAT 1936.
<i>M. acuminata</i> ssp. <i>banksii</i> (F. Muell.) Simmonds.		22	DODDS 1954.
<i>M. acuminata</i> divers clones.	11II	22	DODDS 1943.
<i>M. sumatrana</i> Becc.		22	GUILLEMET.
Section IV : <i>Rhodochlamys</i> :			
<i>Musa ornata</i> Roxb.	11II parfois 10II + 2I	22	SIMMONDS, DODDS 1949.
<i>M. lateritia</i> Cheesman.	11II	22	SIMMONDS, DODDS 1949.
<i>M. velutina</i> Wendl et Drude.	11II	22	SIMMONDS, DODDS 1949. THOMAS 1945.
<i>M. sanguinea</i> Hook.	11II		SIMMONDS, DODDS 1949.
<i>Insertae sedis.</i>			
<i>Musa beccarii</i> Simmonds.	7II + 4IV ou 9II	18	SHEPHERD 1959.
<i>M. ingens</i> Simmonds.		14	SHEPHERD 1959.

### 5. Essai de classification caryo-taxinomique des *Musacées*.

La discussion précédente a montré que la structure nucléaire paraissait être homogène chez les *Musacées*; l'examen de la liste des nombres chromosomiques fait apparaître qu'ils sont différents d'un genre à l'autre et parfois même à l'intérieur d'un genre. Aussi convient-il d'examiner maintenant si, à travers cette apparente diversité, il existe une réelle unité au sein de la famille permettant de la garder telle qu'elle est généralement admise ou s'il y a suffisamment de différences pour justifier le découpage proposé en plusieurs familles.

Pour commencer cette discussion, nous devons rechercher quels sont les nombres chromosomiques de base pour chaque genre en les replaçant dans leur cadre taxinomique habituel.

## 1. STRÉLITZIOIDÉES

## a. RAVÉNALÉES.

Cette tribu compte deux genres ou trois, si l'on admet les vues de NAKAI (1948). Il n'est pas possible de résoudre actuellement le problème ainsi posé, puisque seul le *Ravenala madagascariensis* a fait l'objet de plusieurs études caryologiques. Tous les auteurs ont compté 22 chromosomes somatiques et SIMMONDS (1954) 11 bivalents au cours de la méiose observée dans les cellules mères du pollen. La description de ces chromosomes donnée ici est proche de celle proposée par SATO (1960).

Celui-ci reconnaît en effet deux chromosomes plus grands que les autres correspondant à ceux que nous avons observé (on les retrouve sans peine sur la figure 25 présentée par CHEESMAN et LARTER en 1935), puis deux paires de chromosomes isobranchiaux ce sont les chromosomes *b* et *c*, reconnaissables aussi sur le dessin de CHEESMAN et LARTER. Il signale, comme nous, l'existence de huit chromosomes hétérobranchiaux ayant, par rapport aux autres chromosomes de l'équipement, une taille moyenne; nous n'avons jamais observé sur deux d'entre eux les doubles satellites figurés par CHEESMAN et LARTER. Enfin il recense huit chromosomes, légèrement plus petits, dont les centromères semblent être médians, ressemblant à ceux que nous avons vus.

CHEESMAN et LARTER estiment que cette espèce doit être diploïde, et SIMMONDS paraît confirmer ce point de vue en constatant que la méiose ne présente pas d'anomalies. Certes il semble à peu près certain que cette espèce a pour nombre de base  $x = 11$ . Mais s'agit-il d'un nombre de base primitif ou d'un nombre dérivé d'un nombre de base commun à toutes les Musacées? Il ne pourra en être décidé qu'après l'examen de chacun des genres dont l'étude caryologique a été faite.

## b. STRÉLITZIÉES.

Le genre unique *Strelitzia* compte actuellement 4 espèces dont 3 ont été examinées du point de vue de la caryologie.

SATO trouve 14 chromosomes chez le *S. nicolai*, et chez le *S. reginae*. Il pense que le caryotype est très semblable chez ces deux espèces. La description qu'il en donne pour le *S. reginae* est très proche de la nôtre. Il est possible de retrouver également les 7 paires de chromosomes sur la figure 28 de CHEESMAN et LARTER. Cependant SATO ne signale pas la présence de satellites sur une des paires, DOULAT, comme CHEESMAN et LARTER l'ont comme nous observée. Mais ceux-ci les trouvent portés sur les chromosomes les plus grands alors que nous ne les avons jamais reconnus qu'attachés à des chromosomes moyens. Le nombre de base semble être  $x = 7$  pour ces deux espèces.

Par contre le *S. augusta* possèdent 22 chromosomes somatiques dont la description a été donnée par CHEESMAN et LARTER, qui dessinent (fig. 26) des chromosomes à peine moins longs que ceux des espèces précédentes, et par SATO (fig. 5) qui signale au contraire combien ils paraissent courts quand on les compare à ceux des deux autres *Strelitzia*. Cette espèce est-elle diploïde avec un nombre de base égale à  $x = 11$ ? CHEESMAN et LARTER ne répondent pas à cette question qu'ils posent. SIMMONDS (loc. cit.) constate de son côté que la méiose est très souvent irrégulière chez cette espèce : dans 95 % des métaphases I observées par lui, il y a un tétravalent à côté des neuf bivalents. Cette anomalie est souvent suivie d'une non-disjonction en anaphase I, entraînant un certain degré de stérilité.

Signalons enfin que CHEESMAN et LARTER (loc. cit.) ont observé  $2n = 17$  chez un hybride horticole, le *S. kewensis*.

Le genre *Strelitzia* semble donc avoir actuellement deux nombres de base  $x = 7$  et  $x = 11$ . Il conviendra de rechercher s'ils peuvent dériver l'un de l'autre, comme l'a supposé, par exemple, CHAKRAVORTI, constatant que les chromosomes du *S. angusta*

sont nettement plus courts que ceux du *S. reginae* (sur les dessins de CHEESMAN et LARTER les chromosomes les plus longs du premier ont environ  $1,9 \mu$  alors qu'ils mesurent sensiblement  $3 \mu$  chez le second), à la suite de la fragmentation de plusieurs chromosomes au niveau des constrictions secondaires.

### c. HÉLICONIÉES.

Cette tribu ne compte que le seul genre *Heliconia*. Il ne semble pas, en effet, que la proposition de NAKAI (1948b) de séparer les *Heliconia* du Nouveau Monde de ceux de l'Ancien Monde, qui devraient être appelés *Heliconiopsis* (ceux-ci seraient caractérisés par des pétioles plus grands, des bractées plus longues et plus larges, des fruits ayant des loges plus grandes et un axe plus grêle) ait été retenue.

La plupart des caryologistes ayant observé la mitose des *Heliconia* ont été frappés par la taille réduite des chromosomes qu'ils possèdent et qui les distinguent des autres Strélitzioidées.

La majorité des *Heliconia* étudiés ont 24 chromosomes somatiques; CHAKRAVORTI a retrouvé ce nombre chez le *H. rubra*, chez qui VENTAKASUBBAN, en 1945, en avait compté 26. Cependant l'*H. seemanii* d'après CHEESMAN et LARTER, comme l'*H. metallica* et *H. sp. I* étudiés par CHAKRAVORTI, n'en ont que 22. Chez le *H. metallica* d'ailleurs AGHARKAR et BHADURI avaient trouvé qu'à côté de plaques équatoriales présentant ce nombre, il y en avait d'autres montrant 16 ou 18 ou 20 chromosomes. Il est remarquable que chez toutes les espèces à 22 chromosomes, il en existe deux beaucoup plus longs que les autres : ceux-ci chez le *H. Cheesmanii*, d'après la fig. 24 donnée par CHEESMAN et LARTER mesurent sensiblement  $2,5 \mu$  alors que les plus grands d'entre les vingt autres n'atteignent pas  $1,54 \mu$ ; chez les *H. metallica*, des deux grands chromosomes ont près de  $3 \mu$ , alors que leurs partenaires de l'équipement ont une taille variant entre un peu moins de  $1 \mu$  et un peu plus de  $2 \mu$ . Ils atteignent  $4,5 \mu$  chez le *H. sp.* examiné par CHAKRAVORTI.

Chez tous, les chromosomes sont remarquables par la netteté de leur constriction primaire, décelable chez les plus petits d'entre eux, et par la présence de constrictions secondaires souvent visibles.

CHEESMAN et LARTER pensent que les *Heliconia* ayant 24 chromosomes sont diploïdes. Ils ont souvent trois paires de petits chromosomes, une seule paire de chromosomes munis de satellite. Ils supposent également que vraisemblablement les grands chromosomes du *H. Cheesmanii* seraient le résultat de la combinaison de deux chromosomes plus petits. Le nombre de base normal serait  $x = 12$ . Mais on peut certes supposer le contraire, comme ils le signalent. Et c'est l'hypothèse que retiendrait volontiers CHAKRAVORTI, car il pense justement que la fragmentation des chromosomes doit jouer un rôle important dans l'évolution d'un genre. Pourtant il finit par admettre que le nombre de base originel pour le genre est  $x = 4$ , car il pense voir dans de nombreuses télophases se former 12 nucléoles élémentaires correspondant à 6 paires de chromosomes ayant des satellites ou des constrictions secondaires, ou des restes de filaments satellifères.

L'examen des plaques équatoriales chez les *H. nutans* et *H. humilis* montre au contraire que les 24 chromosomes peuvent être groupés par doubles paires, ce qui conduit à supposer que le nombre de base originel pourrait être pour eux  $x = 6$ . Cette impression paraît être confirmée par le fait que les chromosomes des *H. aureostriata* (= *H. Bihai*), *H. brasiliensis*, *H. illustris*, tels que les dessine VENTAKASUBBAN (fig. 1, 2 et 3) peuvent être assemblés par groupes de quatre. Toutefois il n'y a que deux chromosomes satellifères chez le premier. Il en est de même sur les dessins 19, 20, 21 et 22 donnés par CHEESMAN et LARTER pour les *Heliconia brevispatha*, *H. insignis*, *H. awantiaca* et *H. Bihai* qui n'ont tous que deux chromosomes munis de satellites.

Mais cela s'explique peut-être par le fait que ce ne sont pas des espèces ayant pour origine une autotétraploïdie.

SIMMONDS de son côté constate que la méiose est régulière chez le *H. Bihai* qui présente toujours 12 bivalents dans les cellules-mères du pollen. Au contraire il trouve quelquefois chez le *H. psitacorum* (deux cas contre treize normaux) 2 univalents à côté de 11 bivalents.

## 2. MUSOÏDÉES

Il semble vain de reprendre ici une longue discussion à propos des genres *Ensete* et *Musa* après les remarquables travaux de CHEESMAN, de SIMMONDS et de leurs collaborateurs. Il paraît difficile actuellement de ne pas accepter l'opinion de ce dernier sur les nombres chromosomiques de base qu'il convient d'attribuer à ces deux genres, puisque les résultats taxinomiques sont vérifiés dans leur majorité par les recherches caryologiques. Nous ne ferons que résumer les conclusions présentées par celui-ci dans son ouvrage de 1962 : « The evolution of the Bananas ».

Le genre *Ensete* est défini par  $x = 9$ . La plante étudiée ici, l'*Ensete Cilletii*, possède normalement 18 chromosomes.

Le genre *Musa* est divisé en quatre sections se regroupant par deux aussi bien par leurs caractères tant morphologiques que caryologiques et de trois espèces sauvages ayant des caractères particuliers ne permettant pas de les ranger dans les sections précédentes.

Le premier groupe comprend les *Musa* dont le nombre de base est  $x = 10$  : ce sont les *Australimusa* d'une part (*M. textilis*, *M. peckelii*, *M. lolodensis*...) et les *Callimusa* (*M. coccinea*, *M. violascens*, *M. borneensis*). Le second groupe rassemble les bananiers comestibles qui se répartissent entre deux tribus : celle des *Eumusa* (*M. acuminata* et ses nombreuses sous-espèces, *M. itinerans*, *M. Basjoo*...) et celles des *Rhodochlamys* (*M. ornata*, *M. lateritia*, *M. velutina*, *M. sanguinea*...); toutes ces espèces possèdent 22 chromosomes. C'est à l'un d'eux que doit être rattaché le *M. sumatrana* examiné ici, puisqu'il présente 22 chromosomes. Les dimensions de ceux-ci correspondent sensiblement à celles que CHEESMAN et LARTER attribuent aux chromosomes du *Musa acuminata*. Cependant il n'a pas été possible d'observer les nombreux satellites signalés chez cette espèce par ces auteurs. Convient-il de rattacher le *M. sumatrana* cultivé ici au *M. acuminata* comme le suggère SIMMONDS? Nous pensons préférable actuellement de le placer à son voisinage en lui laissant provisoirement son nom.

À côté de ces groupes bien définis par le nombre de leurs chromosomes, il existe un *Musa* possédant comme les *Ensete* 18 chromosomes, le *M. beccarii*, un autre qui est remarquable par ses 14 chromosomes somatiques, le *M. ingens*, l'autre enfin, le *M. lasiocarpa* dont les chromosomes ne semblent pas avoir été comptés depuis que SIMMONDS a résumé dans un schéma (schéma B) ses conceptions sur l'évolution des bananiers sauvages (1962, p. 72).

Il s'agit maintenant d'envisager comment a pu se mettre en place la famille des Musacées, s'il convient de la garder telle que la définit actuellement MELCHIOR ou au contraire de la fragmenter en plusieurs familles indépendantes comme l'ont proposé plusieurs auteurs, HUTCHINSON, NAKAI, SIMMONDS et tout récemment TOMLINSON.

Il ne nous paraît pas utile de rappeler ici toutes les hypothèses proposées. En effet TOMLINSON les a résumées et schématisées dans un tableau, publié en 1962, en présentant les conclusions de ses différents travaux sur l'anatomie des *Scitamiacées*.

Tous les auteurs contemporains admettent d'isoler les Lowiacées. HUTCHINSON (1926, 1959) et NAKAI (1941) estiment devoir réduire les Musacées aux seuls Bananiers (*Musa* et *Ensete*); mais, tandis que le premier groupe les *Heliconia*, les *Ravenala*, les *Phenakospermum* et les *Strelitzia* dans la famille des *Strelitziacées*, le second crée

pour les *Heliconia* la famille des Héliconiacées et rassemble les autres genres dans la seconde famille, qu'il appelle aussi Strélitziacées.

Après l'étude anatomique de plusieurs représentants appartenant à ces différents genres, TOMLINSON (1959), nous l'avons vu, admettait que les *Heliconia* n'avaient que de faibles liaisons avec les genres *Ravenala* et *Strelitzia* et jugeait leur parenté moins lâche avec les Musoïdées; il pensait également que celles-ci avaient des relations plus étroites avec les *Ravenala* et les *Strelitzia* et que ces deux derniers genres, montrant de nombreux caractères voisins, avaient beaucoup d'affinités l'un pour l'autre. Allant plus loin en 1962, il fait sienne l'opinion de NAKAI et justifie l'existence des trois familles : Héliconiacées, Strélitziacées et Musacées.

La caryologie apporte-t-elle une argumentation en faveur de l'opinion classique reprise par MELCHIOR ou, au contraire, une confirmation de la proposition faite par NAKAI, puis par TOMLINSON.

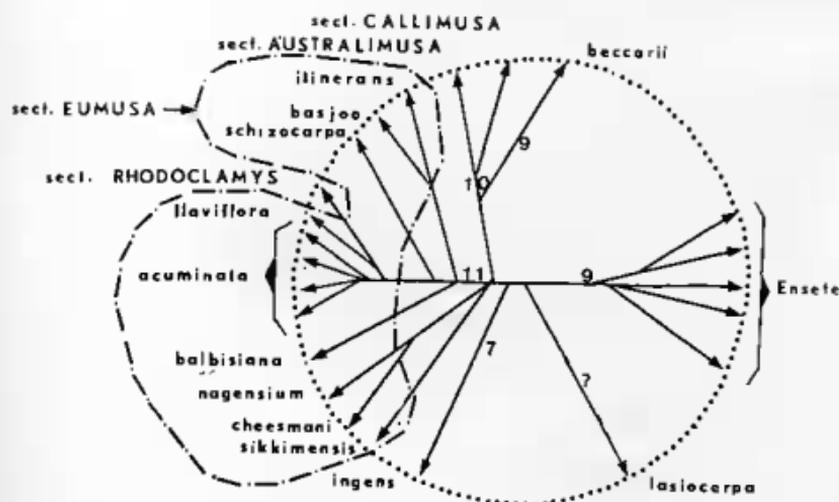


SCHÉMA B (d'après SIMMONDS)

VENKATASUBBAN (1945), après avoir constaté que les Musacées actuelles ont pour nombres de base :  $x = 9$ ,  $x = 10$ ,  $x = 11$ ,  $x = 12$ , admet que ces nombres ne sont pas originels et qu'ils dérivent probablement d'un nombre de base primaire (« a primary basic number ») égal à 5, mais que les *Heliconia* ont  $x = 4$  comme nombre primaire de base. C'est aussi l'opinion de CHAKRAVORTI au sujet des *Heliconia*.

SATO, quinze ans plus tard, propose pour l'ensemble des Scitaminées, les nombres primaires de base  $x = 4$ ,  $x = 5$  et  $x = 6$  dont dériveraient tous les autres :  $x = 9$ ,  $x = 10$ ,  $x = 11$ ,  $x = 12$  et  $x = 13$ .

Personnellement nous constatons que les *Heliconia* observés ici ont, contrairement à ce que pensent VENKATASUBBAN et CHAKRAVORTI, pour nombre de base  $x = 6$ , que le *Strelitzia reginae* a  $x = 7$ , que le *Ravenala* et le *Musa* étudiés l'un et l'autre caractérisés par  $x = 11$  et l'*Ensete* par  $x = 9$ . Les résultats donnés par d'autres caryologistes nous montrent que le *Strelitzia augusta* a pour nombre de base  $x = 11$  et que les *Musa* ont aussi  $x = 7$  et  $x = 10$ .

En nous appuyant sur l'étude présentée ci-après des Marantacées et des Zingibéracées, chez qui on peut admettre que le nombre de base primitif est respective-

ment  $x = 4$  et  $x = 3$ , nous proposerons pour les Musacées un nombre de base ancestral  $x = 4$ , dont seraient dérivés les deux nombres primitifs  $x = 3$  et  $x = 5$  par perte ou gain d'un chromosome. A partir de ces trois nombres, des nombres de base secondaires se seraient constitués par addition :  $x' = 6$  ( $3 + 3$ ),  $x' = 7$  ( $3 + 4$ ),  $x' = 9$  ( $4 + 5$ ),  $x' = 10$  ( $5 + 5$ ) dont nous avons actuellement des représentants et peut-être  $x' = 8$  ( $4 + 4$ ) qui n'a pas encore été trouvé. Ceux-ci enfin auraient pu donner naissance à des nombres de base tertiaires dérivés d'eux soit par addition :  $x'' = 9$  ( $6 + 3$ ),  $x'' = 10$  ( $6 + 4$  ou  $7 + 3$ ),  $x'' = 11$  ( $6 + 5$  ou  $7 + 4$  ou  $8 + 3$ ),  $x'' = 12$  ( $6 + 6$  ou  $9 + 3$  ou  $7 + 5$  ou  $8 + 4$ ), soit par perte d'un chromosome, soit enfin par fragmentation de certains chromosomes comme l'ont supposé VENKATASUBBAN et SATO; il a pu arriver également que deux chromosomes, à la suite d'anomalies au cours de la mitose ou de la méiose, s'associent bout à bout pour n'en plus former qu'un remarquable par sa longueur, qui correspond alors sensiblement au double de celle d'un chromosome ayant une taille moyenne ou petite. Toutes ces combinaisons possibles ont été rassemblées dans le schéma 1.

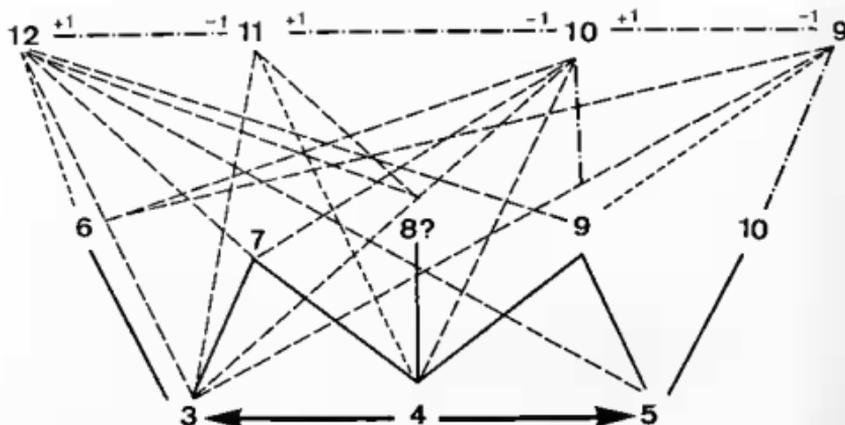


SCHÉMA 1

Selon toute vraisemblance, toutes ne sont pas réalisées chez les Musacées; il n'y en a que quelques-unes seulement, qu'il s'agit de découvrir.

Il apparaît aussitôt que, si les *Heliconia* actuels ont probablement pour nombre de base  $x = 12$ , que s'ils présentent également un certain nombre de doubles paires chromosomiques, ils ont dû avoir un nombre de base primitif qui pourrait être 6, vraisemblablement lui-même dérivé de  $x = 3$ . Cette constatation amène à supposer que les *Heliconia* se seraient détachés très tôt des autres Musacées et auraient commencé une évolution aboutissant aux espèces vivant actuellement, qui n'auraient ainsi qu'une part du génome ancestral. Leur isolement trouverait là une explication légitimant le point de vue de NAKAI et de TOMLINSON.

L'affinité existant entre les chromosomes homologues des deux équipements de base 6 serait à l'origine de la soudure de certains d'entre eux. Il n'existerait pas alors de différences fondamentales entre les espèces ayant normalement 24 chromosomes et celles, peu nombreuses, en possédant 22.

Les autres Musacées (*sensu lato*) dériveraient au contraire d'espèces ayant pour nombres de base secondaires  $x = 7$  ( $4 + 3$ ),  $x = 9$  ( $4 + 5$ ) et  $x = 10$  ( $5 + 5$ ).

Chez les *Strelitzia reginae* et *S. Nicolai* nous trouvons en effet  $n = 7$ ; ils seraient ainsi les représentants les plus primitifs du genre, puisque le *S. augusta* a lui  $n = 11$ . Ce nombre aurait pour origine l'addition de 4 chromosomes aux sept autres et pourrait être interprété comme le résultat de la somme  $(4 + 3) + 4$ . Cette espèce serait alors plus évoluée que les deux autres, ayant un nombre de base tertiaire, si l'on admet la définition présentée plus haut.

Le *Ravenala madagascariensis*, qui serait primitif en raison du caractère fonctionnel de toutes ses étamines, ne le serait pourtant pas, puisqu'il est caractérisé lui aussi par un nombre de base tertiaire  $x = 11$ . Mais celui-ci a-t-il même origine que le précédent? Est-il le résultat de la somme  $(4 + 3) + 4$  et l'on comprendrait alors les affinités très grandes constatées entre ces deux genres. Mais, elles ne seraient guère moins grandes si l'on admet que 11 correspond à la somme  $(4 + 4) + 3$ ; *Ravenala* aurait alors un ancêtre caractérisé par le nombre de base  $x = 8$  différent de celui des *Strelitzia*. Il serait fort intéressant de connaître le nombre des chromosomes des *Phenakospermum*, ce qui nous renseignerait peut-être à ce propos, à moins que ceux-ci, qui sont américains, aient une origine distincte comme le suppose NAKAI.

Chez les *Musa*, une seule espèce, dont les caractères morphologiques très particuliers conduisent SIMMONDS à penser qu'il s'agit d'une « isolated relict », le *M. ingens* possède, lui aussi,  $x = 7 = (4 + 3)$ . Originaire de la Nouvelle-Guinée, c'est sans doute la plus grande « herbe » existante (sa pseudo-tige a une hauteur de 10 à 15 m et une circonférence de 2 m à la base); il possède des graines rappelant celles des *Ensete* mais par les autres caractères, il appartient au genre *Musa*.

Les *Ensete* semblent parfaitement définis, aussi bien par leurs caractères morphologiques que palynologiques; ils sont également bien caractérisés par leur nombre de base lui aussi secondaire  $x = 9 = (4 + 5)$ . Ils représenteraient ainsi un groupe ancien et spécialisé, adapté à des conditions écologiques particulières, comme le remarque CHEESMAN (1947).

Parmi les *Musa*, le *M. beccarii* occupe une place spéciale, car il est seul à présenter comme nombre de base  $x = 9$ . SIMMONDS (1960) pense que cette petite plante (pseudo-tige de 10 à 15 dm) constitue dans doute à elle seule une section spéciale qu'il placerait (schéma de 1962) au voisinage de la section *Callimusa*; en effet, dit-il, elle présente « slight morphological reminiscences of *Callimusa* ». Comme elle ne peut être rapprochée des *Ensete*, peut-on penser qu'elle a pour ancêtres des plantes qui ont par ailleurs donné naissance aux *Callimusa* et sans doute aussi aux *Australimusa*, qui ont tous pour nombre de base  $x = 10$ . Mais à la suite de la perte d'une paire de chromosomes, elle serait détachée de cette souche. Par ailleurs SHEPHERD pense que la méiose parfois irrégulière dans les cellules-mères du pollen, chez une plante de cette espèce (chaîne de 3 ou 4 chromosomes) indique une certaine hétérozygotie à la suite d'une faible translocation, comme il en observe d'ailleurs chez de nombreux *Musa* cultivés, mais, remarque-t-il, c'est la première fois qu'un tel cas est signalé chez des plantes sauvages.

Les *Callimusa*, comme les *Australimusa*, sont caractérisés par leur nombre de base  $x = 10$ . Sans doute dérive-t-il par addition du nombre primaire  $x = 5$ .

Les *Eumusa* et les *Rhodochlamys* ont  $x = 11$ . Ce nombre de base tertiaire dérive sans doute des nombres plus anciens  $x = 7$  et  $x = 4$ . SIMMONDS, en 1954 a montré qu'elles pouvaient être les relations existant entre ces deux sections : les seconds, d'origine plus récente, se seraient différenciés à partir de ce qu'il appelle « *acumina stock* » et qui correspond à l'ensemble spécifique du *Musa acuminata* groupant de nombreuses sous-espèces. Les autres espèces de ces deux sections sont plus étroitement délimitées.

Cet examen fait apparaître que les Musoïdées semblent avoir des relations assez étroites avec les *Ravenala* et les *Strelitzia* puisqu'ils ont en commun les nombres de

bases primaires ou secondaires,  $x = 4$ ,  $x = 5$ ,  $x = 7$ . Cela donnerait raison à LANE qui groupe dans une même sous-famille cet ensemble de genre qu'il oppose aux Héliconioidées qui, selon lui, sont seules vraiment herbacées.

Mais si l'on reprend le schéma proposé par TOMLINSON (1937, p. 790), on constate qu'il estime y avoir plus d'affinités entre les *Musa* et les *Heliconia* qu'entre ceux-ci et le *Ravenala* d'une part, les *Strelitzia* d'autre part. Faut-il imaginer alors que la souche de base  $x = 3$  intervient d'une manière plus grande que ne le laissait supposer notre interprétation précédente ( $x = 3$  ne joue un rôle qu'associé avec 4 pour donner  $x' = 7$ ) dans l'évolution des *Musa*. Par exemple  $x'' = 10$  ne dériverait-il pas alors de  $x = 3$  et  $x' = 7$  dans un certain nombre de cas et non pas seulement de  $x = 5$  par multiplication;  $x'' = 11$  ne pourrait-il pas avoir parfois pour origine  $x = 3$  et  $x = 8$ , ou  $x = 5$  ou  $x' = 6$  à côté de  $x = 4$  et  $x' = 7$ . S'il en était ainsi les Bananiers auraient à la fois des affinités très étroites avec les *Strelitzia* et le *Ravenala* et de bonnes affinités avec les *Heliconia* par tout ce que leur apporterait la base 3, qui semble seule intervenir chez ces derniers. On aurait alors trois ensembles à la fois bien caractérisés et gardant pourtant tous une partie du patrimoine commun correspondant au fond primitif ayant pour base  $x = 3$ ,  $x = 4$  et  $x = 5$  (schéma 2).

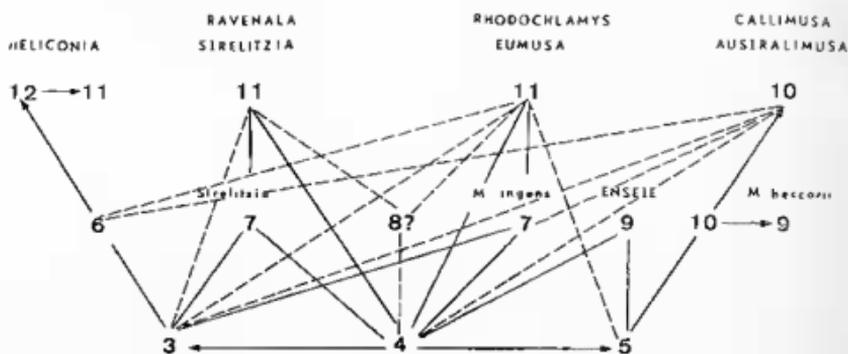


SCHÉMA 2

Dans l'état actuel de cette discussion et tout en reconnaissant le caractère conjectural de ces propositions nous pouvons attribuer à chacun de ces ensembles le rang de sous-familles : Strelitzioidées (*Strelitzia*, *Ravenala*), Musoidées (*Musa*, *Ensete*) et Héliconioidées (*Heliconia*). Ce n'est qu'après avoir examiné l'ensemble des Scitamineés qu'il sera possible de dire, s'il faut ou non, souscrire aux idées de TOMLINSON et élever chacune d'elles au niveau des familles.

## 11. LES ZINGIBÉRACÉES

Si l'étude des Zingibéracées a fait, jusqu'alors, l'objet de nombreux travaux de dénombrements chromosomiques, elle a par contre été délaissée en ce qui concerne l'analyse caryologique proprement dite. Quelques auteurs seulement se sont intéressés à la morphologie des chromosomes, mais aucune étude de la structure nucléaire n'a été faite dans cette famille.

Nous avons donc entrepris de déterminer quelques nombres chromosomiques nouveaux et de décrire les différents types de structure nucléaire rencontrés ainsi que la mitose,

Nous avons ensuite, en nous basant sur le résultat de ces observations et ceux des travaux déjà faits, tenté d'établir la phylogénie des différents genres étudiés.

La famille des Zingibéracées est connue depuis l'Eocène. Elle est actuellement représentée par 1 500 espèces environ, réparties en une quinzaine de genres. Presque toutes sont intertropicales : peu nombreuses en Amérique (les genres *Dimerocostus* et *Monocostus*, quelques représentants des genres *Costus* et *Renealmia*), elles sont par contre largement distribuées dans l'Asie méridionale et en Afrique.

Ce sont des végétaux herbacés, à feuilles lancéolées, à rhizomes ou racines souvent tubéreuses. Les fleurs, solitaires ou groupées en inflorescences, possèdent un calice tubuleux ou en cloche, ainsi qu'une corolle tubuleuse. L'androcée se réduit à une seule étamine fertile et à des staminodes. Le gynécée infère, à trois carpelles, se transforme en un fruit, capsule loculicide à trois valves (*Elettaria cardamomum*) ou baie (*Zingiber officinale*), qui contient des graines ailées à embryon droit et cylindrique.

\*  
\* \*

K. SHUMANN, en 1902, dans le « Pflanzenreich » d'ENGLER, divise les Zingibéracées en deux sous-familles qu'il subdivise elles-mêmes en tribus. Cette conception de la famille est encore celle de MELCHIOR en 1964. C'est l'ordre systématique que nous utiliserons pour la présentation de nos résultats et pour leur discussion :

#### SOUS-FAMILLE I : ZINGIBÉROIDÉES

##### TRIBU 1 : HÉDYCHIÉES.

*Hedychium*, *Odontochium*, *Brachychilus*, *Conamomum*, *Camptandra*, *Kaempferia*, *Haplochorema*, *Gastrochilus*, *Hitchenia*, *Siliquamomum*, *Curcuma*, *Roscoea*, *Cautleya*.

##### TRIBU 2 : GLOBBÉES.

*Hemiorchis*, *Gagnepainia*, *Globba*, *Mantisia*.

##### TRIBU 3 : ZINGIBÉRÉES.

*Zingiber*, *Hornstedtia*, *Aframomum*, *Amomum*, *Phaeomeria*, *Elettaria*, *Cyphostigma*, *Aulotandra*, *Geostachys*, *Pommereschea*, *Burbridgea*, *Renealmia*, *Alpinia*, *Riedelia*, *Plagiostachys*, *Nanochilus*, *Rhynchanthus*.

#### SOUS-FAMILLE II : COSTOÏDÉES

*Costus*, *Dimerocostus*, *Monocostus*, *Tapeinochilus*.

Cependant NAKAI, dès 1941, reprenant une hypothèse que SCHUMANN avait proposée mais qu'il n'avait finalement pas voulu retenir, estimait devoir élever les Costoïdées au rang de famille. Cette opinion est actuellement celle de TOMLINSON qui, en 1962, reconnaît suffisamment de caractères anatomiques distincts pour justifier la séparation d'une part des Zingibéracées réduites aux seuls Zingibéroïdées et d'autre part des Costacées.

## RECHERCHES PERSONNELLES

## MATÉRIEL

Les espèces suivantes, cultivées dans les serres du Muséum, sur lesquelles nous avons uniquement prélevé des méristèmes de racines secondaires, ont fait l'objet de ce travail :

Espèces	Origine géographique
<i>Hedychium maximum</i> Rosc.	Inde.
<i>Kaempferia involucrata</i> King ex Bak.	Himalaya oriental.
<i>Roscoea purpurea</i> Smith.	Himalaya central et oriental.
<i>Globba Winnitii</i> C.H. Wright.	Siam.
<i>Globba Schomburgii</i> Hook. f.	Siam, Tonkin.
<i>Zingiber officinale</i> Rosc.	Inde, Malaisie.
<i>Aframomum granum paradisi</i> (Hook). K. Schum.	Afrique.
<i>Elettaria cardamomum</i> Maton.	Malabar et Java.
<i>Burbridgea schizocheila</i> Hort.	
<i>Alpinia coerulea</i> Benth.	Queensland.
<i>Costus Lucanusianus</i> J. Braun et K. Schum.	Afrique (4).

## DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES CARYOLOGIQUES

Les différentes espèces étudiées ont révélé une très grande homogénéité de la structure nucléaire : la caryolympe est envahie par un léger réseau de très fins tractus qui relient entre eux des points fortement chromatiques, plus ou moins volumineux, les chromocentres. Pour une même espèce, leur nombre n'excède jamais celui des chromosomes. Cette structure peut encore être classée dans le type des « noyaux semi-réticulés à chromocentres » tel que le définit C. DELAY ou dans celui des « noyaux disréticulés à chromocentres moins nombreux que les chromosomes », si nous adoptons la terminologie de POTY et HAMEL.

## 1. Stades chromosomiques.

## A. MÉTAPHASE.

Chez toutes les espèces examinées ici, la métaphase est un stade typique qui ne comporte aucune anomalie : la membrane nucléaire et le nucléole, résorbés normalement en fin de prophase, ne se retrouvent plus à ce moment du cycle mitotique.

Les figures chromosomiques contenues dans les cellules parenchymateuses qui forment la couche la plus externe de la racine sont très souvent noyées dans des tannins et autres sécrétions gommeuses : elles sont de ce fait difficilement observables.

Les plaques somatiques les plus belles sont toujours situées dans les cellules du parenchyme sous-jacent, en raison de la taille de celles-ci. Cependant, il est aisé de vérifier que les chromosomes qui les composent sont identiques en nombre et en forme à ceux que l'on rencontre dans les cellules du cylindre central.

Les chromosomes métaphasiques, homogènes et très Feulgen-positifs, résultent d'un épaississement des filaments grêles et légèrement granuleux observés en pré-métaphase.

(4) Cette plante a été récoltée par H. Rose en République Centre Africaine, où elle croît en abondance le long des routes et des pistes.

Grâce à leur étalement dans toute la cellule et à leur taille variant entre 0,8 et 3  $\mu$  selon les espèces, les plaques qu'ils dessinent sont très lisibles. Ils sont, de plus, disposés sur un seul plan; ce fait est confirmé par une observation en vue latérale qui montre une étroite bande chromatique bien rectiligne, ce qui prouve que les chromosomes somatiques disposent toujours d'une place suffisante dans le plan équatorial.

Chez une même espèce, ils sont tous sensiblement de la même longueur, par conséquent il est difficile de les reconnaître et de les apparier. Il ne nous sera donc pas permis d'établir des caryogrammes précis. Cependant, certains couples parfois se distinguent des autres, soit par leur forme, soit par leur taille et se retrouvent sur toutes les plaques : nous pouvons donc dire que la forme des chromosomes est constante chez une espèce donnée.

L'épaisseur, pour un chromosome est normalement constante, mais chez certains, un léger étranglement souligne la position du centromère. Parfois, les extrémités élargies révèlent un début de clivage; mais, le plus souvent, nous avons vu les chromosomes divisés sur toute leur longueur : la métaphase semble être un stade très court.

Nous n'avons jamais observé de satellite.

Ces quelques remarques faites, qui sont valables pour toutes les espèces, nous étudierons les dénombremements propres à chacune d'elles en suivant, pour la logique de l'exposé, l'ordre systématique.

## 1. ZINGIBÉROIDÉES

### a. HÉDYCHIÉES.

#### 1. *Hedychium maximum* :

Les plaques équatoriales, le plus souvent circulaires, ont un diamètre voisin de 8  $\mu$ ; elles montrent 34 chromosomes, bien étalés dans un même plan et dont l'épaisseur moyenne est de 0,3  $\mu$ .

Les plus courts mesurent 1,2  $\mu$ , les plus longs, 2  $\mu$ ; quatre ont une forme de «U» ouvert, deux sont en «V» hétérobrachiaux; deux, de forme très particulière, se retrouvent sur chacune des plaques métaphasiques, ils sont tous les deux constitués par deux bras inégaux : l'un est en bâtonnet droit, l'autre en bâtonnet arqué qui se rattache au premier de telle sorte que la concavité se trouve tournée vers l'extérieur. Bien que la jonction de ces deux bras soit très visible, nous ne pouvons discerner la présence du centromère.

Les vingt-six autres chromosomes sont des bâtonnets plus ou moins arqués (pl. X, fig. 1).

#### 2. *Kaempferia involucrata* :

Les 22 chromosomes, comptés en métaphase, occupent des surfaces circulaires de 8 à 9  $\mu$  de diamètre.

Le plus souvent entièrement clivés, ils sont assez longs puisque les plus grands atteignent 3,2  $\mu$  : ceux-ci sont au nombre de quatre, deux en «V» ouverts, deux en bâtonnets arqués. Huit, ne semblant pas dépasser 2  $\mu$ , affectent surtout la forme de bâtonnets légèrement incurvés, ce sont les plus courts. Six mesurent 2,4  $\mu$ ; quatre d'entre eux apparaissent toujours hétérobrachiaux en forme plus ou moins nette de crochet, deux sont en «V» à branches inégales. Enfin, les quatre autres ont une taille sensiblement égale à 2,8  $\mu$  : deux sont en «V» hétérobrachiaux, deux ressemblent à un «U» à fond très plat dont les branches seraient légèrement évasées (pl. X, fig. 2, et pl. XVIII, photo 9).

#### 3. *Roscoeia purpurea* :

Cette espèce possède 24 chromosomes somatiques groupés en plaques équatoriales ayant de 8 à 9  $\mu$  de diamètre.

Leur épaisseur moyenne est de l'ordre de 0,6  $\mu$ .

Cinq paires sont à peu près identifiables : les chromosomes de la première ont  $3,2 \mu$  de long, et présentent un étranglement qui sépare deux bras d'inégales longueurs : le plus court mesure  $1,2 \mu$ , l'autre  $2 \mu$  et se termine par une extrémité en biseau. Deux autres chromosomes, en forme de virgule, ont  $2,4 \mu$  : ils sont situés le plus souvent l'un près de l'autre et de telle façon qu'ils paraissent symétriques par rapport à un plan qui passerait entre leurs deux extrémités effilées; ils se retrouvent en général sur toutes les plaques. Ceux de la troisième et de la quatrième paires mesurent respectivement un peu plus et un peu moins de  $2,5 \mu$ . Ceux de la dernière paire, avec  $1,2 \mu$ , sont beaucoup plus petits que tous les autres. Les quatorze chromosomes restants, non identifiables deux à deux, sont en forme de bâtonnets droits ou légèrement arqués dont la taille est comprise entre  $1,8$  et  $2 \mu$  (pl. X, fig. 3 et pl. XVIII, photo. 11 et 12).

## b. GLOBBÉES.

### 1. *Globba Winnitei* :

Les 48 chromosomes somatiques dénombrés chez le *G. winnitei* à la métaphase se répartissent, au cours de ce stade, en figures circulaires de  $10 \mu$  de diamètre. Ce sont de courts bâtonnets qui ont en moyenne  $1,4$  à  $1,5 \mu$  de longueur; toutefois, sur chacune des plaques observées, nous en trouvons régulièrement 8 plus petits, mesurant environ  $1 \mu$  (pl. XIII, fig. 1).

### 2. *Globba Schomburgkii* :

Les 48 chromosomes de cette espèce revêtent à peu près le même aspect que ceux de la précédente, mais ils sont légèrement plus courts. A l'exception de 4 chromosomes plus grands, atteignant  $1,8 \mu$  et de 4 chromosomes plus petits, ne dépassant pas  $0,8 \mu$ , leur longueur moyenne oscille entre  $1$  et  $1,2 \mu$ . Ils apparaissent très homogènes et leur épaisseur, constante, est de l'ordre de  $0,3 \mu$  (pl. XIII, fig. 2).

## c. ZINGIBÉRÉES.

### 1. *Zingiber officinale* :

Chez le *Zingiber officinale* étudié ici, 66 chromosomes forment une plaque équatoriale ovale dont le plus grand axe mesure  $13,5 \mu$  et le plus petit  $9,5 \mu$ . Les plus belles figures se trouvent généralement dans les cellules en périphérie de l'écorce et sont assez souvent noyées dans les sécrétions gommeuses qui les envahissent. Tous les chromosomes sont en forme de bâtonnets plus ou moins arqués, très feulgen-positifs; leur longueur oscille entre  $1,2 \mu$  et  $1,8 \mu$  alors que leur épaisseur, constante, est de l'ordre de  $0,3 \mu$ . Nous n'avons pas pu les apparier en raison de leur grand nombre et surtout en raison de leurs formes et tailles très semblables (pl. X, fig. 4).

### 2. *Aframomum granum paradisi* :

Nous trouvons 48 chromosomes métaphasiques chez l'*Aframomum granum paradisi*. Ils se répartissent en figures généralement ovales, dont le plus grand axe mesure  $12 \mu$  et le plus petit  $8$  à  $9 \mu$ .

Ils apparaissent empâtés en raison du clivage qui semble s'étendre à tous les chromosomes de cette espèce. Sur une même plaque, nous notons des différences assez nettes dans leurs tailles. Ils ont tous une épaisseur de l'ordre de  $0,6 \mu$ , mais leur longueur varie entre  $1 \mu$  et  $2 \mu$ . Nous comptons huit chromosomes de  $2 \mu$  en bâtonnets très légèrement arqués, vingt de  $1 \mu$ , et enfin vingt de  $1,6 \mu$  dont douze sont en bâtonnets et huit en forme de « U » évasé (pl. X, fig. 5 et pl. XVIII, ph. 6 et 7).

### 3. *Elettaria cardamomum* :

Les plaques métaphasiques de cette espèce ont déjà fait l'objet des observations de plusieurs auteurs qui y ont compté 48 chromosomes somatiques. Ce nombre s'est trouvé confirmé par nos observations. Certains de ces chromosomes sont épaissis à

l'une de leurs extrémités mais plus fréquemment ils sont clivés sur toute leur longueur. Ils mesurent en moyenne  $1,8 \mu$  mais quatre d'entre eux, plus longs, atteignent  $2,2 \mu$  alors que les plus petits, au nombre de quatre également, ne dépassent pas  $1 \mu$ . Tous cependant ont sensiblement la même épaisseur, c'est-à-dire environ  $0,5 \mu$  (pl. X, fig. 6).

#### 4. *Burbridgea schizocheila* ;

Les chromosomes somatiques rencontrés chez le *B. schizocheila*, au nombre de  $2n = 48$ , sont les plus chromatiques de ceux qui ont été observés chez les différentes espèces de cette famille étudiées dans le cadre de ce travail.

Ils sont distribués en plaques circulaires de  $8 \mu$  de diamètre. Ce sont tous des bâtonnets légèrement arqués presque de même taille, ayant une longueur voisine de  $1,6 \mu$  et une épaisseur constante égale à  $0,3 \mu$  (pl. X, fig. 7).

#### 5. *Alpinia coerulea* :

Les 48 chromosomes de cette espèce forment une plaque équatoriale dont le diamètre est de  $8 \mu$ .

Ce sont de courts bâtonnets plus ou moins arqués, de  $0,3 \mu$  d'épaisseur, et dont la longueur est de l'ordre de  $0,8 \mu$ . Il est difficile de les appairer de façon certaine.

Cependant, 12 chromosomes sont légèrement plus longs et se répartissent en trois groupes; ils mesurent respectivement  $1 \mu$ ,  $1,2 \mu$  et  $1,4 \mu$ . Les chromosomes les plus longs sont reconnaissables, d'autre part, par leur forme : ce sont des bâtonnets flexueux présentant une constriction subterminale (pl. X, fig. 8 et pl. XVIII, photo. 4).

## II. COSTOIDÉES

### *Costus Lucanusianus* :

En métaphase, nous comptons 27 chromosomes, presque toujours clivés sur toute leur longueur. Leur épaisseur est d'environ  $0,6 \mu$ .

Ils sont très fréquemment groupés par trois, dessinant des figures paraissant caractéristiques, qui se retrouvent sur la plupart des plaques : ce sont en général des étoiles à trois branches ou des triangles; parfois, nous trouvons trois chromosomes voisins, parallèles les uns aux autres. Cette disposition suggère qu'il pourrait s'agir peut-être d'un cas de triploïdie, mais pour l'instant nous nous contenterons de faire cette remarque, devant revenir sur cette question lors de la discussion des résultats.

Ces chromosomes n'ont pas des formes très variées : ce sont des bâtonnets arqués, de taille relativement importante. Les plus courts, au nombre de quinze, mesurent  $2 \mu$ ; neuf ont  $2,4 \mu$  de long. Les trois autres, de  $3 \mu$ , semblent être formés par un grand bras incurvé séparé d'un plus petit, globuleux, par une zone très faiblement chromatique (pl. X, fig. 9 et pl. XVIII, photo. 1, 2 et 3).

### B. ANAPHASE.

L'anaphase offre le même aspect chez toutes les Zingibéracées étudiées ici : chez aucune nous n'avons, à ce stade, observé de figures anormales de la mitose : tous les chromosomes ont la même destinée, aucun n'est en avance ni en retard. Nous nous proposons donc de décrire son déroulement chez une espèce prise pour exemple, les résultats pouvant être étendus à l'ensemble de la famille.

Nous étudierons le cas du *Roscoeia purpurea*. Les chromosomes-fils, issus du clivage des chromosomes métaphasiques, se répartissent en deux lots identiques pour effectuer une ascension en direction des pôles. Cette montée se fait symétriquement par rapport à la plaque équatoriale pour les deux ensembles de chromosomes-fils. Ils glissent le long des fibres du fuseau qui sont très visibles lorsqu'on fait varier la mise au point; la région du centromère amorce la remontée la première, les bras traînant à l'arrière.

Pendant cette ascension, les chromosomes forment deux bandes peu épaisses, assez larges, mais toutefois ils restent suffisamment individualisés pour qu'il soit possible de les discerner les uns des autres. Une fois arrivés aux pôles du fuseau, ils se regroupent et subissent une contraction, ils forment alors deux « taches » chromatiques illisibles.

En vue polaire, les plaques anaphasiques, circulaires, présentent des points très chromatiques rangés côte à côte. Il n'a pas été possible de les compter avec exactitude tant ils sont serrés; cependant, nous pouvons noter que, dans chacun des cas, ils sont en nombre voisin du double de celui des chromosomes. En effet, ils correspondent aux sections des bras chromosomiques qui sont par conséquent arrondies. Leur diamètre semble être assez inférieur à celui des chromosomes métaphasiques.

## 2. Les stades nucléaires.

Nous avons regroupé sous le nom de « stades nucléaires » toutes les autres étapes de la mitose, télophase, interphase et prophase, caractérisées par la présence d'une membrane nucléaire et d'un ou plusieurs nucléoles. Une autre raison incite à les réunir; elles sont étroitement liées, chacune d'elles n'étant en fait que la préparation de la suivante.

En effet, le déroulement des processus télophasiques explique la structure du noyau à l'interphase: nous voyons comment se forment, à partir des « taches » très Feilgen positives de la fin de l'anaphase, les éléments chromatiques nucléaires observés à ce stade.

D'autre part, la prophase nous montre comment, à partir de ces éléments, vont se constituer les chromosomes métaphasiques.

L'état interphasique peut se stabiliser un certain temps, et même évoluer vers un état de repos permanent dans les cellules des tissus situés sous la coiffe et celles des tissus différenciés se trouvant au-dessus de la zone méristématique. La structure de ces noyaux au repos, dits « noyaux quiescents », présente fort peu de différence avec celle des noyaux interphasiques.

Nous avons noté dans la famille des Zingibéracées une grande homogénéité de la structure nucléaire; cependant, nous constatons, chez certaines espèces, de petites variations dans la densité chromatique qui donnent aux noyaux interphasiques des aspects légèrement différents. D'après l'importance du réseau, nous classerons les espèces étudiées en plusieurs groupes et nous décrirons, à l'aide d'un exemple pris dans chacun d'eux, la structure que leurs noyaux offrent en interphase.

L'évolution nucléaire, au cours de la télophase et de la prophase, étant comparable chez toutes les espèces, nous nous contenterons de prendre pour chacun des stades un exemple précis parmi les espèces de la famille, parce qu'il nous a paru le plus caractéristique.

### A. TÉLOPHASE.

Nous étudierons ce stade chez le *Costus Lucanusianus*. A la fin de l'anaphase, les chromosomes, après avoir subi une contraction, forment un amas chromatique à chacun des pôles de la cellule.

Puis, les fibres du fuseau s'estompent et une cloison apparaît dans le plan équatorial, séparant ainsi deux cellules-filles. Les noyaux de ces cellules, aplatis suivant un axe parallèle à cet ancien plan, sont très difficilement lisibles en début de télophase. Nous pouvons toutefois voir qu'une fine membrane entoure chacun des noyaux-fils; elle doit se former en une fois, dans son ensemble, et non progressivement: en effet, nous observons des fins d'anaphase où les amas chromatiques ne sont pas encore enfermés à l'intérieur d'une membrane, puis des débuts de télophase où la membrane existe déjà; mais nous n'avons jamais trouvé de cas intermédiaires.

Peu à peu, nous voyons des filaments flexueux s'échapper de la masse chromatique. Ces rubans grandissent, traversent en tous sens la cavité nucléaire, s'entrecroisent pour former une sorte de réseau. Ils sont plus pâles et plus fins que les chromosomes métaphasiques. Seuls, de place en place, nous retrouvons sur leur parcours quelques points bien colorés après emploi de la méthode de Feulgen. Ces rubans, qui envahissent ainsi l'enchylème, doivent résulter d'une désérialisation des chromonémas, ce qui expliquerait leur faible chromatocité par rapport aux chromosomes ainsi que la teinte de plus en plus rosée que prend l'ensemble du caryoplasme. Les amas chromatiques correspondraient, dans ce cas, à des portions non encore déroulées des chromonémas, et formeraient les chromocentres.

Pendant que se déroulent ces phénomènes, le nucléole prend place dans la cavité nucléaire. Il est en général unique; mais, parfois, nous pouvons en trouver deux ou trois dans un même noyau; en fin de télophase, ils peuvent fusionner en un seul, plus volumineux, ou persister indépendamment jusqu'en interphase.

Le noyau télophasique s'arrondit progressivement et augmente de volume pour atteindre la taille observée chez les noyaux interphasiques. La désérialisation s'arrête lorsqu'il ne reste plus qu'un nombre de chromocentres, pour chaque espèce, légèrement inférieur au nombre de chromosomes. En même temps, les chromocentres se groupent en périphérie du noyau, contre la membrane nucléaire.

## B. INTERPHASE.

La structure nucléaire des plantes qui font l'objet de notre étude se caractérise par la présence d'un réticulum très léger, et d'un certain nombre de chromocentres bien visibles; elle peut être dite semi-réticulée. Cependant son uniformité n'est pas rigoureusement absolue car les différents noyaux observés présentent de légères variations dans la densité du réseau. Selon l'importance occupée par celui-ci, nous les rangerons en plusieurs groupes qui représenteront des subdivisions d'un même grand type de structure nucléaire.

Ces groupes peuvent se répartir de la manière suivante :

1<sup>er</sup> groupe. — Noyaux à structure semi-réticulée où le réseau est bien visible :

*Aframomum granum paradisi*, *Roscoeia purpurea*.

2<sup>e</sup> groupe. — Noyaux où le réseau est plus fin et moins chromatique :

*Zingiber officinale*, *Elettaria cardamomum*, *Kaempferia involucreta*, *Burbridgea schizocheila*, *Hedychium maximum*, *Alpinia coerulea*, *Globba Winnitei* et *G. Schomburgkii*.

3<sup>e</sup> groupe. — Noyaux où le réseau, extrêmement léger, se devine plutôt qu'il ne se voit; cette structure paraît être intermédiaire entre les structures semi-réticulée et aréolée; *Costus Lucanusianus*.

Notre plan d'étude, pour chacun de ces groupes, sera le même; dans un premier point, nous décrirons le noyau interphasique d'une espèce prise comme exemple. Puis, dans un second, nous signalerons les particularités rencontrées chez les autres espèces de ce même groupe.

### PREMIER GROUPE.

*Aframomum granum paradisi* :

A ce stade, les noyaux de la région corticale de la zone méristématique sont à peu près sphériques et ont un diamètre de l'ordre de 10,5  $\mu$ .

Lors de la télophase, la désérialisation des chromonémas a été très poussée, si bien que nous voyons de fins tractus baigner dans la caryolymphe et constituer un réseau bien net.

A l'intérieur de la cavité nucléaire, et en position centrale, le nucléole, volumineux, se présente sous forme d'une sphère réfringente de  $4 \mu$  de diamètre. Chez certaines cellules d'une même racine, on a pu observer l'existence de deux et même de trois nucléoles.

La structure nucléolaire est homogène; cependant, à la périphérie, une étroite zone circulaire apparaît plus lumineuse que le reste; ceci vient du fait que le nucléole est sphérique: en vue polaire, le pourtour, moins épais que la zone centrale, est par conséquent beaucoup plus clair.

Après la réaction nucléale de Feulgen, l'ensemble du caryoplasme prend une légère teinte rose; toutefois nous observons une zone péri-nucléolaire très claire qui représente certainement un artéfact de fixation.

Les chromocentres, de l'ordre de  $0,5 \mu$ , sont très chromatiques; ils se localisent essentiellement dans le suc nucléaire périphérique, et certains s'aplatissent contre la membrane nucléaire. Leurs contours, assez nets, sont souvent anguleux; il s'en échappe de fins tractus qui se perdent dans la caryolymphe. Leur nombre est difficilement appréciable car ils sont répartis sur plusieurs plans, mais, dans les coupes seulement épaissies de  $6 \mu$ , alors que le diamètre moyen des noyaux mesure une dizaine de  $\mu$ , il est inférieur à celui des chromosomes. Certains de ces chromocentres semblent avoir une affinité très grande pour leurs voisins car il n'est pas rare de trouver des amas chromatiques qui, lorsque l'on fait varier la mise au point, révèlent la présence de deux ou trois chromocentres. Toutefois, ils n'entrent jamais en coalescence pour former des chromocentres composés. Ces chromocentres réalisent parfois des travées très Feulgen-positives qui dessinent une sorte de réseau grossier (pl. XI, fig. 1a).

*Particularités rencontrées chez les autres espèces :*

Le noyau interphasique du *Roscoea purpurea* a la même constitution; nous devons, à son sujet, signaler la présence, assez fréquente, de un ou deux cristaux dans le nucléole, qui représentent vraisemblablement un artéfact de fixation.

## DEUXIÈME GROUPE.

*Alpinia coerulea :*

Ordinairement d'un diamètre voisin de  $8 \text{ à } 9 \mu$ ; le noyau est moins chromatique que celui des espèces précédemment étudiées. Le nucléole, lorsqu'il est unique, atteint  $3,2 \mu$ ; mais très souvent on constate la présence de deux ou trois, et même de quatre nucléoles. Leur nombre, chez une espèce donnée, devant augmenter avec le degré de polyploidie, nous pouvons penser que peut-être nous avons ici un cas de tétraploidie. Cette règle, en fait, ne s'est pas trouvée vérifiée par nos observations. La structure nucléolaire ne semble pas absolument homogène; assez fréquemment, de petites plages plus claires apparaissent lorsque nous faisons varier la mise au point (Pl. XI, fig. 3a).

L'enchylième entourant le ou les nucléoles n'est pas coloré; entre cette zone claire et la membrane nucléaire, par contre, il est légèrement rosé et occupé par des chromocentres à contours assez flous, très petits, de l'ordre de  $0,3 \mu$ . Ces chromocentres, à l'interphase, sont en nombre bien inférieur à celui des chromosomes, mais au fur et à mesure du déroulement de la prophase nous voyons leur nombre augmenter jusqu'à devenir égal à ce dernier. Ces chromocentres sont plus ou moins prolongés par quelques fibrilles diffuses qui se perdent rapidement dans la caryolymphe. Elles sont plus fines et moins denses que chez l'*Aframomum granum paradisi*.

*Particularités rencontrées chez les autres espèces :*

Le noyau interphasique offre le même aspect chez les *Burbridgea schizocheila*, *Elettaria cardamomum*, *Kaempferia involucrata*, *Globba Winnitei* et *G. Schomburgkii*.

Le *Zingiber officinale* possède des chromocentres à contours nets, en nombre voisin de celui des chromosomes.

Le *Hedychium maximum*, également, nous montre des chromocentres bien délimités. Nous avons rencontré deux ou trois fois un noyau possédant un nucléole étiré, aminci dans sa partie médiane (Pl. XI, fig. 4). Cette image nous fait penser soit à la division d'un nucléole en deux nucléoles-fils, soit à la fusion de deux nucléoles en un seul. Étant donné qu'en prophase nous ne retrouvons généralement qu'un seul nucléole, nous pouvons plutôt supposer qu'il y aurait tendance, au cours de l'interphase, à la coalescence des nucléoles. La fréquence de ces images, apparemment faible, amène à penser que cette fusion se fait très vite et qu'il n'est guère possible de l'observer dans la majorité des cas.

### TROISIÈME GROUPE.

#### *Costus Lucanusianus* :

Au cours de l'interphase, nous notons, chez le *C. Lucanusianus*, quelques différences en ce qui concerne l'aspect général du noyau. La chromatocité chez cette espèce est très faible. Dans les très grandes cellules du méristème cortical, les noyaux arrondis et volumineux, ont 11  $\mu$  de diamètre. Les cellules du méristème vasculaire, au contraire, allongées et étroites, possèdent des noyaux petits et aplatis.

Le nucléole, sphère réfringente de 1,8  $\mu$  de rayon, occupe une position centrale dans le noyau. Il est parfois unique, mais le plus souvent nous en trouvons deux et même trois. Là encore, si nous admettons qu'il peut exister un rapport entre le nombre de nucléoles et le degré de polyploidie, nous sommes conduit à penser qu'il s'agirait d'un cas de triploidie. Il est bon de rappeler que nous avons compté 27 chromosomes métaphasiques chez cette espèce, et que ces chromosomes dessinaient entre eux de multiples figures paraissant étayer cette hypothèse.

Assez régulièrement, nous avons remarqué, sur le nucléole, la présence d'un ou deux points fortement chromatiques : ce sont des chromocentres. Leur taille, aussi importante que celle des autres chromocentres rencontrés dans le même noyau, leur comportement très comparable à celui de ces derniers au cours de la prophase — on ne retrouve pas de chromosomes se formant régulièrement dans une région très voisine du nucléole — ne suggèrent pas que ce soient des « chromocentres nucléolaires ». Le nucléole paraît souvent vacuolisé car on y observe, en faisant varier la mise au point, quelques grandes plages blanches. Elles sont au nombre de une, deux ou trois, ce qui laisse à penser qu'elles ne correspondent pas à un « appareil » assurant une fonction quelconque du nucléole.

Les nucléoles, réapparus au cours de la télophase, persistent en interphase et même tout au long de la prophase, par opposition avec ce que nous avons vu chez le *Hedychium maximum*.

Le caryoplasme péri-nucléolaire, très clair, est entouré par une zone faiblement colorée en rose après la réaction de Feulgen.

Contrairement au cas précédent, tout le volume nucléaire est envahi par des chromocentres à contours très nets, volumineux, de 0,6  $\mu$ . Nous pouvons facilement les dénombrer dans les noyaux des cellules du parenchyme cortical : nous en comptons 19, 22, 25, et même 27; c'est-à-dire au moins autant que de chromosomes. Ces différences d'appréciations peuvent tenir au fait qu'ils sont situés sur plusieurs plans, et que nous ne les voyons pas tous. Certains, d'autre part, ont peut-être été éliminés lorsque les noyaux ont été coupés tangentiellement. Au contraire, les noyaux des cellules du cylindre central, petits, renferment très peu de chromocentres. Mais ceux-ci paraissent beaucoup plus gros que dans les cellules parenchymateuses. En faisant varier la vis micrométrique, nous voyons qu'ils ne forment pas un ensemble homogène : ils n'ont donc pas fusionné pour former des chromocentres composés, mais ils présentent peut-être des affinités les uns pour les autres, ce qui expliquerait leur tendance à se grouper. Cependant, peut-être n'y a-t-il à l'origine de ce phénomène qu'une

cause bien simple, le fait par exemple que le volume nucléaire étant plus faible, les chromocentres se trouvent amenés à se rapprocher les uns des autres.

Quelques fins tractus, très courts, semblent prolonger les chromocentres pour se noyer rapidement dans le suc nucléaire. Ils forment, de toute façon, un pseudo-réseau difficile à distinguer. L'état de désérialisation atteint par les chromosomes semble ici être peu avancé. Les portions non déroulées des chromonémas restent importantes et expliquent la présence des nombreux chromocentres volumineux trouvés chez cette espèce.

Mais ces observations nous permettent de dire que nous sommes en présence d'une structure semi-réticulée à chromocentres (Pl. XII, fig. 1a) suivant la terminologie de C. Delay. En fait nous retrouvons, chez les Zingibéracées, le type nucléaire à chromocentres, dans lequel le réseau est plus ou moins visible, suivant qu'il est constitué par des chromonémas plus ou moins grêles ou plus ou moins désérialisés. Il paraît y avoir là encore une confirmation du point de vue de Poty et Hamel : ce sont des *noyaux disréticulés* à chromocentres moins nombreux que les chromosomes, sauf chez le *Costus Lucanusianus* qui, lui, appartient au groupe de ces noyaux possédant autant de chromocentres que de chromosomes.

### C. NOYAU QUIESCENT.

L'état quiescent est un état de repos normalement permanent; il se rencontre dans les tissus situés immédiatement sous la coiffe et dans ceux déjà spécialisés qui surmontent la zone méristématique racinaire. Il est toujours très différent de l'état interphasique. Il en dérive soit par renforcement, soit par atténuation des structures déjà existantes. Nous avons rencontré ces deux cas extrêmes lors de notre étude caryologique des Zingibéracées. Pour cette raison, nous envisagerons successivement chacun d'eux sur deux exemples précis :

1° Chez l'*Aframomum granum paradisi*, le noyau quiescent est moins coloré après la réaction de Feulgen; il montre une tendance encore plus marquée à la juxtaposition de plusieurs chromocentres pour former des taches chromatiques non homogènes, ce qui nous permet d'affirmer qu'il n'y a pas formation de chromocentres collectifs. Certains autres chromocentres s'aplatissent contre la membrane nucléaire. Ils semblent être aussi nombreux que dans les noyaux interphasiques.

Le réseau est plus pâle et plus régulièrement réparti dans l'enclenchyme. La zone claire péri-nucléolaire a disparu.

Les noyaux au repos ont un diamètre plus faible que les noyaux interphasiques. Leur nucléole, très souvent unique, est moins visible et beaucoup plus petit; son rayon ne dépasse jamais 1,5  $\mu$  (Pl. XI, fig. 1b).

2° Chez les noyaux quiescents du *Costus Lucanusianus*, au contraire, le réticulum devient plus net tout en restant extrêmement léger. Nous avons donc eu raison, dans les pages précédentes, de les ranger dans le type « semi-réticulé »; cela nous confirme dans l'idée de l'existence de ce réseau à peine visible.

Chez cette espèce, l'évolution du noyau de l'état interphasique à l'état quiescent se ferait donc par une désérialisation légèrement plus grande des chromosomes. L'état interphasique représenterait un cas intermédiaire où le déroulement des chromonémas serait inachevé.

Les chromocentres ont tendance à se grouper plus étroitement encore que chez l'*Aframomum granum paradisi*, sans pour cela fusionner. Autour d'eux, naturellement, le réticulum est plus dense.

Le nucléole ici encore est difficile à voir, ses contours paraissent estompés (Pl. XII, fig. 1d).

## D. PROPHASE.

Ce stade, nous l'avons déjà indiqué, se déroule selon le même processus chez toutes les plantes envisagées ici. Cependant, au début de la prophase, les images sont légèrement différentes selon les types nucléaires : cela est en rapport avec les variations d'aspect morphologique que les noyaux présentent en interphase et qui dépendent de l'état de désérialisation atteint par les chromosomes à la fin de la télophase.

Suivant que le réseau est dense ou très léger, il se forme, au cours de la prophase, des rubans plus ou moins longs qui flottent dans la caryolymphe.

Malgré ces petites dissemblances, l'évolution prophasique étant la même chez toutes les espèces, nous ne décrivons le déroulement des phénomènes que chez l'une d'entre elles, le *Roscoea purpurea* par exemple (Pl. XI, fig. 2).

Le noyau prophasique s'hypertrophie pendant toute la durée de ce stade, jusqu'à atteindre un diamètre voisin de  $14 \mu$ . Nous observons également un gonflement du nucléole. Les chromocentres deviennent plus volumineux, leurs contours moins nets leur donnent un aspect assez flou. Ils se répartissent dans la plupart des cas à la périphérie du noyau. Puis bientôt, les fibrilles diffuses qui formaient les mailles du réseau se condensent à partir d'eux, l'ensemble de la caryolymphe, par conséquent, s'éclaircit progressivement et en fin de prophase, l'enchylème est complètement incolore.

Les filaments chromatiques regroupés autour des chromocentres forment, au début de cette phase de la mitose, des traînées claires en forme de virgule qui se dirigent vers le nucléole. Elles s'allongent ensuite pour donner de longs rubans flexueux qui s'enfoncent dans la masse nucléaire, se chevauchent et dont il est difficile de suivre le parcours ainsi que de déterminer le nombre. Chacune de ces bandelettes, constituée à la fois par un chromocentre et par de fins tractus faiblement teintés en rose, a donc une structure double qui tend à s'uniformiser par la suite. A ce moment, elles sont très allongées, leur longueur étant supérieure à celle des chromosomes métaphasiques.

La membrane nucléaire doit se dissoudre brutalement car on ne constate pas de disparition progressive. De nombreuses observations nous montrent que le nucléole persiste encore un temps, ses limites s'effaçant de plus en plus, puis que finalement il est résorbé.

A la fin de la prophase, les rubans épars dans l'enchylème subissent une contraction et deviennent plus chromatiques. Nous voyons alors s'individualiser des chromosomes très grêles et très courts qui s'organisent en plaques pré-métaphasiques. Ils deviennent ensuite plus épais et donnent les chromosomes métaphasiques définitifs.

## DISCUSSION DES RÉSULTATS

## 1. La structure nucléaire.

Étant donné le grand nombre des espèces appartenant à la famille des Zingibéracées, nous avons basé notre travail de recherches caryologiques sur l'étude détaillée de quelques plantes seulement. Pour avoir cependant une vue d'ensemble sur la structure des noyaux et le déroulement du cycle mitotique à l'intérieur de la famille, nous avons, dans la mesure du possible, essayé de choisir ces plantes dans des genres différents, appartenant eux-mêmes à des tribus distinctes. Elles ont toutes, malgré quelques petites variations de faible amplitude, révélé une structure nucléaire homogène, que nous avons définie déjà soit sous le nom de structure « semi-réticulée à chromocentres » soit sous celui de « noyaux disréticulés à chromocentres ». Ce type nucléaire représente une transition entre les noyaux réticulés et les noyaux aréticulés ; il se caractérise par un degré de chromaticité faible, des chromocentres de taille importante et des chromosomes courts.

## 1. LE RÉTICULUM.

Après la réaction nucléaire de Feulgen, nous pouvons voir que l'enchyème des noyaux interphasiques prend une teinte rose très pâle. Le réactif de Schiff étant un colorant spécifique de la chromatine, nous estimons que de la chromatine se trouve présente dans le suc nucléaire, sous une forme impossible à préciser optiquement car aucune structure n'est observable. Cette réaction est plus ou moins intense selon les tissus : les noyaux du méristème vasculaire, moins volumineux que ceux du méristème cortical, sont naturellement plus colorés; cela est dû à ce que la chromatine s'y trouve plus « tassée ». Cette coloration disparaît progressivement au cours de la prophase : comme le remarque MOUSSEL, « il est évident que ce mouvement de chromatine est lié à l'évolution des chromosomes ». On peut vraisemblablement admettre par analogie que cette chromatine dessine un réseau dont les fils sont trop grêles pour être visibles avec l'aide du microscope photonique.

La caryolymphe des noyaux interphasiques de toutes les espèces que nous avons envisagées dans ce travail est occupée par de fins tractus qui, le plus souvent, prolongent les chromocentres. Mais à partir de ce « type nucléaire principal », on observe quelques variantes dues au fait que les processus catachromatiques, ou phénomènes de désérialisation des chromosomes durant la télophase, s'effectuent avec une intensité variable suivant les espèces. C'est ainsi que chez l'*Amomum granum paradisi*, le pseudo-réseau apparaît très bien alors que chez le *Costus Lucanusianus*, il est extrêmement léger et peu chromatique, et réalise, semble-t-il, une transition entre les types semi-réticulé et aréticulé « vrai ». Et nous pourrions à ce propos faire les mêmes remarques que POTY et HAMEL (*loc. cit.*).

Nous constatons que plus le réticulum est important, plus les rubans qui se forment au cours de la prophase sont longs.

Le passage à l'état quiescent, pour tous les noyaux, s'effectue par des modifications du réseau; il est donc nécessaire de le distinguer de l'état interphasique. Notre étude chez les Zingibéracées nous a permis d'observer deux modalités différentes d'acquisition de cet état de repos : chez l'*Aframomum granum paradisi*, le réticulum, plus pâle est aussi plus régulièrement réparti dans l'enchyème, la zone claire périnucléolaire qui peut-être représentait un artéfact de fixation ayant disparu; au contraire, chez le *Costus Lucanusianus*, le réseau devient plus visible.

## 2. LES CHROMOCENTRES.

Les dimensions des chromocentres que nous avons observés varient d'une espèce à l'autre. Tantôt ils sont importants, de l'ordre de 0,6  $\mu$  et nettement délimités comme chez le *Costus Lucanusianus*, tantôt, au contraire, ils sont petits et leurs contours sont flous : c'est le cas de l'*Alpinia coerulea* par exemple. Nous constatons que leur nombre est toujours inférieur à celui des chromosomes dans les noyaux où ces derniers sont petits, et que chez le *Costus Lucanusianus* ainsi que chez le *Kaempferia involucreta*, où ils sont relativement longs, ils sont en nombre égal. HAMEL explique ce phénomène en disant que : « Dans le cas où le nombre des chromocentres est inférieur à celui des chromosomes, on pourrait admettre que seuls les chromosomes les plus longs n'ont pas la possibilité de poursuivre jusqu'au bout le déroulement des chromonémas alors que les plus courts sont entièrement désérialisés ».

Très souvent, nous avons vu de volumineux chromocentres, au nombre de un ou deux, au voisinage du nucléole. Il est difficile de dire s'ils y sont fixés ou s'ils sont simplement placés contre lui; de toute façon, ce ne sont pas des chromocentres nucléolaires car leur taille est plus importante que celle des autres, et ils ne jouent aucun rôle particulier au cours de la prophase.

Chez certaines espèces nous avons observé une tendance au regroupement de certains chromocentres qui s'expliquerait par des affinités existant entre eux, mais

jamais à la fusion en chromocentres collectifs. Cette tendance s'accroît lors du passage à l'état quiescent qui se manifeste d'autre part, « par une augmentation de volume des chromocentres qui acquièrent des formes diverses sans aucune régularité », ainsi que l'écrit EICHHORN à propos de la caryologie du *Lupinus Tassilius*.

## 2. Les caractères chromosomiques et leurs rapports avec la structure nucléaire.

Les chromosomes sont relativement petits car, dans les cellules du parenchyme cortical, les plus grands atteignent rarement 3,2  $\mu$ . Ils sont habituellement compris entre 1 et 3  $\mu$ , avec une fréquence plus grande entre 1 et 2,4  $\mu$ . Par contre, leur épaisseur est assez constante pour une espèce donnée. Cependant leur taille varie suivant les tissus, parallèlement à celle des noyaux qui les contiennent. Les mêmes chromosomes se retrouvant sur toutes les plaques, nous pouvons dire que leur forme est constante à l'intérieur d'une espèce. Nous n'avons jamais rencontré de grandes difficultés en analysant les plaques métaphasiques car les chromosomes n'y étaient jamais tassés les uns contre les autres.

Leur chromaticité est généralement bonne, mais le centromère n'est jamais visible; parfois, une chromaticité moins grande seulement en souligne la position.

Selon C. DELAY, il y aurait « tendance à l'allongement des chromosomes au cours de l'évolution ». Si nous appliquons cette règle aux diverses plantes que nous avons étudiées, nous pouvons envisager une évolution des différents genres auxquels elles appartiennent dans le sens suivant :

*Alpinia*  $\rightarrow$  *Globba*  $\rightarrow$  *Zingiber*  $\rightarrow$  *Aframomum*  $\rightarrow$  *Hedychium*  $\rightarrow$   
*Burhidgea*  $\rightarrow$  *Roscoea*  $\rightarrow$  *Elettaria*  $\rightarrow$  *Costus*  $\rightarrow$  *Kaempferia*.

Mais cette règle n'est pas absolue et de nombreuses exceptions la font même contester par plusieurs caryologistes, SATO en particulier. Il conviendra de voir, si elle donne une image réelle de l'évolution des Zingibéracées en la confrontant aux autres caractères habituellement utilisés pour en juger.

C. DELAY, en conclusion de son étude des noyaux quiescents chez les Phanérogames, a établi l'existence de relations étroites entre la longueur des chromosomes et la structure des noyaux interphasiques pour une espèce donnée : « De façon générale, si l'on excepte les noyaux aréolés à nombreux chromocentres, à mesure que la taille des chromosomes décroît, le réseau perd de son importance, devient moins colorable et finit par disparaître totalement lors de la catachromase ». Notre travail ne nous a pas permis de confirmer cette hypothèse ; nous avons, en effet, placé l'*Aframomum granum paradisi*, pour lequel la taille des chromosomes oscille entre 1 et 2  $\mu$ , dans le groupe des espèces à noyaux fortement Feulgen-positifs et à réseau bien net; le *Costus Lucanusianus* qui, au contraire, possède des chromosomes assez longs pour la famille, car la plupart d'entre eux atteignent 3  $\mu$ , se caractérise par un pseudo-réticulum extrêmement peu visible et peu chromatique. Nous ne devons donc pas voir ici une règle générale.

Le nombre de chromosomes ne paraît pas non plus être un facteur déterminant dans la réalisation de la structure nucléaire car des espèces présentant un haut degré de polyploidie — comme le *Zingiber officinale* étudié dans ce travail et qui, en raison de cela, se trouvait certainement à l'état cultivé — et dont les chromosomes sont sensiblement de même taille que ceux d'espèces où le nombre chromosomique est moins élevé — l'*Aframomum granum paradisi* par exemple — offrent le même aspect à l'interphase.

D'autres caractères doivent être considérés, le volume du noyau par exemple, et tous ces facteurs réunis, ainsi que la taille et le nombre des chromosomes, pourraient entrer en ligne de compte pour la détermination du type nucléaire de chacune des espèces.

## 3. Le nucléole.

Nous avons très souvent discerné deux, trois, et même quatre nucléoles dans les noyaux des plantes que nous avons examinées. Ceci semble être en désaccord avec ce qu'a écrit C. DELAY : « Dans les noyaux aréiculés à euchromocentres ou semi-réticulés, il n'y a presque toujours qu'un seul nucléole ». Cependant, nous devons reconnaître que la proportion des noyaux à nucléole unique est tout de même la plus grande.

Leur taille est proportionnelle à celle du noyau dans les tissus méristématiques, et leur volume diminue de façon importante dans les tissus différenciés de la zone sub-méristématique et les tissus de la coiffe.

Habituellement homogènes, ils montrent, chez les *Alpinia coerulea* et *Costus Lucanusianus*, des plages blanches plus ou moins grandes qui leur donnent un aspect vacuolisé. Nous n'avons jamais vu de chromocentres nucléolaires au sens où les auteurs l'entendent habituellement.

Nous rappellerons ici que plusieurs fois, mais avec une fréquence faible cependant, nous avons remarqué, au cours de l'interphase, des images que nous avons interprétées comme représentant la fusion de deux nucléoles-fils en un seul plus volumineux. La fusion se ferait donc tardivement chez ces plantes, et non au cours de la télophase comme c'est généralement le cas.

## 4. Liste des nombres chromosomiques.

## SOUS-FAMILLE 1 : ZINGIBÉROIDÉES

	2n	
TRIBU I : HÉDYCHIÉES.		
<i>Hedychium coronarium</i> Koen.	54	RAGH. et VENKAT. (1943).
	34	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>H. coronarium</i> Koen. var. <i>angustifolium</i> .	34	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>H. coronarium</i> Koen. var. <i>maximum</i> .	34	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>H. maximum</i> Rosc.	34	BISSON (1966).
<i>H. flavum</i> Roxb.	52	RAGH. et VENKAT. (1943).
	34	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>H. flavescens</i> Cau.	51	SHARMA et BHAT. (1959).
	34	RAGH. et VENKAT. (1943).
<i>H. Elwesii</i> Bak.	66	GREGORY (1936).
<i>H. spicatum</i> Lodd.	34	SATO (1948).
<i>H. villosum</i> Wall.	34	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>H. coccineum</i> Roxb. var. <i>angustifolium</i> .	52	VENKATASUBBAN (1946).
<i>H. aurantiacum</i> Wall.	34	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>H. Gardnerianum</i> Rosc.	54	RAGH. et VENKAT. (1943).
	34	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>H. gracile</i> Roxb.	66	RAGH. et VENKAT. (1943).
<i>H. thyrsiforme</i> Ham.	24	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>H. Greenii</i> Smith.	36	RAGH. et VENKAT. (1943).
<i>Brachychilus Horsfieldii</i> O. Petersen.	32	HOLZER (1952).
<i>Kaempferia galanga</i> L.	54	RAGH. et VENKAT. (1943).
	22	SHARMA et BHAT. (1959).
	54	RAGH. et ARORA (1958).

	2n	
	—	
<i>K. ovalifolia</i> Roxb.	22	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>K. atrovirens</i> N. E. Br.	22	VENKATASUBBAN (1946).
<i>K. speciosa</i> Bak.	22	VENKATASUBBAN (1946).
<i>K. involucrata</i> King, ex. Bak.	22	BISSON (1966).
<i>K. angustifolia</i> Rosc.	54	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>K. Gilbertii</i> Bull.	36	RAGH. et VENKAT. (1943).
	33	CHAKRAVORTI (1948a).
<i>K. rotunda</i> L.	54	RAGH. et VENKAT. (1943).
	33	CHAKRAVORTI (1948a).
<i>K. Gibsoni</i> .	24	RAGH. et VENKAT. (1943).
<i>Curcuma petiolata</i> Roxb.	64	VENKATASUBBAN (1946).
	63	RAMCHANDRAN (1961).
<i>C. decipiens</i> Dalz.	42	RAMCHANDRAN (1961).
<i>C. amada</i> Roxb.	42	RAGH. et VENKAT. (1943).
	42	RAGH. et ARORA (1958).
	42	SHARMA et BHAT. (1959).
	42	RAMCHANDRAN (1961).
<i>C. longa</i> L.	32	SATO (1948).
	62	RAGH. et VENKAT. (1943).
	62	SHARMA et BHAT. (1959).
	63	RAMCHANDRAN (1961).
	64	SUGIURA (1936).
<i>C. longa</i> L. var. <i>domestica</i> .	64	SUGIURA (1931).
<i>C. angustifolia</i> Roxb.	42	SHARMA et BHAT. (1959).
	63	RAMCHANDRAN (1961).
<i>C. neilgherensis</i> Wight.	42	RAMCHANDRAN (1961).
<i>C. zedoaria</i> Rosc.	64	VENKATASUBBAN (1946).
	63	RAMCHANDRAN (1961).
<i>C. aromatica</i> Salisb.	42	RAGH. et VENKAT. (1943).
	63 et 86	RAMCHANDRAN (1961).
<i>Roscoea alpina</i> Royle.	24	SHARMA et BHAT. (1959).
	24	MALIK (1961).
<i>R. purpurea</i> Smith.	24	BISSON (1966).
<i>Cautleya spicata</i> Bak.	34	SHARMA et BHAT. (1959).

## TRIBU 2 : GLOBBÉES.

<i>Globba racemosa</i> Smith.	24	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>G. Hookeri</i> Clarke.	22	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>G. bulbifera</i> Roxb.	48	RAGH. et VENKAT. (1943).
	44	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>G. Winnitii</i> C. H. Wright.	48	BISSON (1966).
<i>G. Schomburgkii</i> Hook. f.	48	BISSON (1966).

## TRIBU 3 : ZINGIBÉRÉES.

<i>Zingiber officinale</i> Rosc.	22	CHAKRAVORTI (1948).
	22	MORINAGA (1929).
	22	SUGIURA (1928).
	24	TAKAHASHI (1931).
	22	RAGH. et VENKAT. (1943).
	22 + 2 B	JANAKI AMMAL (1945).

	2n	
	—	
<i>Z. officinale</i> Rosc.	22	SHARMA et BHAT. (1959).
	66	BISSON (1966).
<i>Z. zerumbet</i> Sm.	22	RAGH et VENKAT. (1943).
	22	CHAKRAVORTI (1948).
<i>Z. cassumunar</i> Roxb.	22	RAGH. et VENKAT. (1943).
	22	CHAKRAVORTI (1948).
<i>Z. Mioga</i> Rosc.	55	MORINAGA <i>et al.</i> (1929).
	55	SATO (1960).
<i>Z. rubens</i> Roxb.	22	CHAKRAVORTI (1948).
<i>Aframomum granum paradisi</i> (Hook) K. Schum.	48	BISSON (1966).
<i>Amomum subulatum</i> Roxb.	48	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>A. magnificum</i> Benth. et Hook.	48	VENKATASUBBAN (1946).
<i>A.</i> (= <i>Phaeomeria magnifica</i> ).	52	CHAKRAVORTI (1952).
<i>Phaeomeria</i> (= <i>Nicolaia</i> ) <i>atropurpurea</i> Val.	48	BOEHM (1931).
<i>Elettaria cardamomum</i> Maton.	48	GREGORY (1936).
	52	CHAKRAVORTI (1952).
	48	SHARMA et BHAT. (1959).
	48	SATO (1960).
	48	BISSON (1966).
<i>Burbridgea schizocheila</i> Hort.	48	BISSON (1966).
<i>Alpinia galanga</i> Sw. obs.	48	RAGH. et VENKAT. (1943).
<i>A. chinensis</i> Rosc.	48	SATO (1948).
<i>A. japonica</i> Miq.	48	SATO (1948).
<i>A. malaccensis</i> K. Schum.	48	CHAKRAVORTI (1948).
<i>A. calcarata</i> Rosc.	48	RAGH. et VENKAT. (1943).
	48	CHAKRAVORTI (1948).
<i>A. allughas</i> Rosc.	48	RAGH. et VENKAT. (1943).
	48	CHAKRAVORTI (1948).
<i>A. coerulea</i> Benth.	48	BISSON (1966).
<i>A. nutans</i> Rosc.	48	RAGH. et VENKAT. (1943).
	48	CHAKRAVORTI (1948).
<i>A. Rafflesiana</i> (= <i>A. vittata</i> Bull.).	48	RAGH. et VENKAT. (1943).
<i>A. Sanderæ</i> Hort.	48	VENKATASUBBAN (1946).

## SOUS-FAMILLE II : COSTOÏDÉES

<i>Costus Friedrichsenii</i> Petersen.	18	SIMMONDS (1954).
<i>C. Lucanusianus</i> J. Braum et K. Schum.	27	BISSON (1966).
<i>C. afer</i> Ker.	36	VENKATASUBBAN (1946).
<i>C. pictus</i> D. Don ex. Lindl.	36	VENKATASUBBAN (1946).
<i>C. Malortieanus</i> Wendl.	18	GREGORY (1936).
	18	VENKATASUBBAN (1946).
<i>C. discolor</i> Rosc.	18	RAGH. et VENKAT. (1943).
	18	SHARMA et BHAT. (1959).

	$2n$	
	--	
<i>C. speciosus</i> Smith.	18	SATO (1948).
	36	BANERJI (1940).
	36	RAGH. et VENKAT. (1943).
	36	SHARMA et BHAT. (1959).
<i>C. speciosus</i> var. <i>sericea</i> K. Schum.	27	SIMMONDS (1954).
<i>C. niveo-purpureus</i> Jacq.	18	SIMMONDS (1954).
<i>C. cylindricus</i> Jacq.	18	SIMMONDS (1954).
	16	BOEHM (1931).
<i>C. bicolor</i> F. Baraun.	18	VENKATASUBBAN (1946).
<i>C. igneus</i> N. E. Br.	18	RAGH. et VENKAT. (1943).
<i>C. sp.</i>	44	CHAKRAVORTI (1948).
<i>C. musaicus</i> Hort.	102? 108?	VENKATASUBBAN (1946).

### 5. Essai de classification caryo-taxinomique des Zingibéracées.

En conclusion de notre étude caryologique des Zingibéracées, nous avons vu que la structure nucléaire s'est révélée assez homogène; par contre, la lecture du recensement des nombres chromosomiques montre que ceux-ci sont au contraire très variés. Nous allons, par conséquent, essayer d'établir une classification à l'intérieur de la famille qui sera, pour les raisons énumérées ci-dessus, essentiellement fondée sur les nombres chromosomiques de base. Nous tiendrons compte, au cours de notre discussion, des résultats publiés antérieurement et des nôtres.

Mais avant de tracer un schéma évolutif il nous faut déterminer les nombres de base pour chacun des genres étudiés jusqu'à maintenant. Pour cela, nous allons essayer de voir comment s'est faite l'évolution des nombres chromosomiques à l'intérieur de chacun d'eux, en suivant, pour la clarté de notre raisonnement, la classification de K. SCHUMANN.

#### 1. ZINGIBÉROIDÉES

##### a. HÉDYCHIÉES.

##### Genre *Hedychium* :

Les nombres chromosomiques rencontrés à l'intérieur du genre *Hedychium* sont très variés.

RAGHAVAN et VENKATASUBBAN (1943) ont compté 34 chromosomes chez le *H. flavescens*. Ils disent en outre avoir vu, au cours de la prophase, dans certains cas, 4 chromosomes attachés à un seul nucléole, dans d'autres cas, 4 nucléoles dans un même noyau. En se basant sur ces résultats, ils pensent que cette espèce doit être tétraploïde; et que, par conséquent, le nombre de base dont elle dérive, serait  $x = 9$ . Selon ces auteurs, il y aurait eu, à partir de cette forme à  $2n = 36$ , ou bien perte de 2 chromosomes, ou bien fusion de 4 chromosomes en deux plus longs. Ils ont en effet observé, à la métaphase, 2 chromosomes dont la taille est plus importante que les autres, ce qui confirmerait cette seconde hypothèse.

Des observations identiques ont amené ces mêmes chercheurs à envisager le *H. flavum*, avec ses 52 chromosomes, comme un tétraploïde de la série  $x = 13$ . Ils considèrent, en conséquence, que les espèces chez lesquelles  $2n = 51$  et  $2n = 54$ , seraient issues de cette même série, mais auraient perdu un chromosome ou bien en auraient gagné trois.

SHARMA et BHATTACHARYYA (1959) ont remarqué que la plupart de ces espèces sont caractérisées par des nombres chromosomiques qui sont des multiples de 17, ayant  $2n = 34$  et 51.

Nos recherches personnelles sur le *H. maximum* nous ont permis d'observer, sur les plaques équatoriales somatiques, la présence quasi constante de deux chromosomes de forme très particulière; cependant, nous n'avons jamais remarqué 4 chromosomes attachés au nucléole. Nous pouvons donc émettre deux hypothèses :

Dans la première, le *H. maximum*, qui possède 34 chromosomes comme la plupart des espèces de ce genre, serait une forme diploïde ayant pour nombre de base  $x = 17$ .

Mais dans une seconde, nous pourrions croire à la tétraploïdie de cette plante qui serait une allotétraploïdie provenant d'une hybridation entre deux espèces diploïdes dont seule l'une d'entre elles aurait apporté la paire de chromosomes signalée plus haut et décrite dans le chapitre précédent. Dans ce cas, nous serions tentés d'interpréter ces chromosomes comme résultant chacun de la soudure de deux plus petits.

Mais les études faites par RAGHAVAN et VENKATASUBBAN (1943), puis par SHARMA et BHATTACHARYYA (1959) chez le *H. flavescens* Cau., qui aboutissent respectivement aux nombres de 34 et 51 chromosomes chez cette même plante, nous conduisent plutôt à écarter la dernière suggestion : en effet, selon les auteurs, il faudrait considérer cette espèce, soit comme une forme tétraploïde de la série  $x = 9$ , soit comme une forme tétraploïde de la série  $x = 13$ , ce qui impliquerait deux origines différentes. Si, au contraire, en accord avec SHARMA et BHATTACHARYYA, nous admettons  $x = 17$ , nous sommes tentés de suggérer que le *H. flavescens*, naturellement diploïde avec  $2n = 34$ , serait, dans le cas où SHARMA et BHATTACHARYYA ont compté 51 chromosomes, triploïde avec  $2n = 3x = 51$ . Il aurait été intéressant de savoir si d'autres arguments (agencement particulier de certains chromosomes, nombre de nucléoles se reformant à la télophase) auraient pu nous aider à confirmer cette interprétation; celle-ci ne semble pas impossible car nous avons là une plante qui est cultivée pour sa valeur ornementale, ce qui a pu amener des variations de son stock chromosomique.

Nous retiendrons donc  $x = 17$  comme nombre de base habituellement rencontré à l'intérieur de ce genre. Dans le cas particulier du *H. flavescens*, il semble le plus vraisemblable car il permet d'admettre, pour lui, une origine unique de ses diverses races ou variétés.

Les différents nombres de chromosomes signalés chez les autres espèces, en particulier  $2n = 52$  et  $2n = 36$ , pourraient provenir de  $2n = 51$  et de  $2n = 34$  par gain de 1 ou 2 chromosomes.

Par ailleurs, ce genre ne semble pas caractérisé par un seul nombre de base. Les *H. Elwessi* et *H. gracile*, avec leurs 66 chromosomes, peuvent être des hexaploïdes d'une série  $x = 11$ , et le *H. thyriforme*, avec  $2n = 24$ , peut appartenir à une série de base  $x = 6$ . Malheureusement, il ne nous a pas été donné de le prouver. Les plantes, chez qui  $2n = 54$ , pourraient alors résulter de plantes à 55 chromosomes qui en auraient perdu 1.

Le nombre de base  $x = 17$  dériverait peut-être alors, par allopolyploïdie, des nombres de base  $x = 11$  et  $x = 6$ .

Le genre *Hedychium* semble être un genre récemment évolué car les nombres chromosomiques des différentes espèces sont très variables.

#### Genre *Brachychilus* :

Le *Brachychilus Horsfieldii*, pour lequel  $2n = 32$ , est le seul représentant de ce genre dont le nombre de chromosomes soit connu. Ce résultat est dû à HOLZER (1952), qui a étudié la mitose chez cette plante. Malheureusement, il n'a donné aucun élément susceptible d'aider à émettre une hypothèse relative à un nombre de base quelconque à l'intérieur de ce genre. Le *B. Horsfieldii* peut en effet résulter tout aussi bien d'une diploïdie à base 16, d'une tétraploïdie à base 8 comme l'a suggéré SATO, d'une triploïdie à base 11 avec ensuite perte d'un chromosome, ou même encore d'une diploïdie à base

17 avec perte de deux chromosomes. Nous ne pouvons dès maintenant tirer aucune conclusion, il faudra pour cela attendre que des dénombrements nouveaux soient faits chez des espèces du même genre. Nous n'avons pu contribuer à aucune recherche dans cette voie, faute de matériel.

#### Genre *Kaempferia* :

RAGHAVAN et VENKATASUBBAN en 1943 ont étudié les *K. galanga*, *K. Gilbertii*, *K. rotunda* et *K. Gibsoni* chez lesquels ils ont compté respectivement 54, 36, 54 et 24 chromosomes. Ayant remarqué que ces nombres étaient tous des multiples de 6, ils admettent que ces espèces sont des polyploïdes de la série  $x = 6$ .

VENKATASUBBAN (1946) ajoute le nombre chromosomique de deux autres espèces à la liste déjà existante :  $2n = 22$  chez le *K. atrovirens* ainsi que chez le *K. speciosa*. Envisageant ce nombre dans le cadre de ceux trouvés précédemment, il le considère comme dérivant de  $2n = 24$  par perte d'une paire de chromosomes ou double fusion de deux chromosomes bout à bout. Les *K. atrovirens* et *K. speciosa* seraient donc des tétraploïdes de cette même série.

Un dénombrement effectué par SHARMA et BHATTACHARYYA (1959) dans les cellules des *K. galanga*, *K. ovalifolia*, *K. angustifolia* a révélé la présence, respectivement de 22, 22 et 54 chromosomes somatiques. Ils préfèrent adopter le nombre de base  $x = 11$  pour ce genre, expliquant les nombres 24 et 54 comme résultant de ses multiples directs les plus proches par gain ou duplication de chromosomes pour le premier, perte ou fusion pour le second.

Notre travail portant sur le *K. involucrata* nous a permis de mettre en évidence la présence de 22 chromosomes dans les plaques équatoriales des cellules méristématiques radiculaires. Malheureusement, nous n'avons pu les apparier de façon suffisamment certaine, en raison de leurs tailles et de leurs formes voisines pour en déduire le degré de polyploïdie de cette espèce. Nous avons trouvé 4 chromosomes de  $4 \mu$ , par conséquent plus longs que les autres, mais ils semblaient se répartir en deux et deux; nous ne pouvons donc tirer de cette observation des conclusions très valables, deux hypothèses restant également plausibles : celle qui admet la tétraploïdie de cette plante à partir d'un nombre primitif  $x = 6$  d'une part, et celle qui voit son origine dans la série  $x = 11$  d'autre part. Toutefois, il nous paraît peut-être plus vraisemblable d'adopter, ainsi que SHARMA et BHATTACHARYYA, la seconde. En effet, les espèces comptées à  $2n = 54$  seraient nonaploïdes et ceci doit se rencontrer assez rarement dans la nature. Nous pensons donc plutôt qu'elles appartiendraient à la série  $x = 11$  et qu'elles auraient perdu un chromosome. Par ailleurs, les 22 chromosomes observés sur les plaques somatiques du *K. involucrata* ont, malgré quelques petites variations, des longueurs assez proches ; il paraît donc difficile d'admettre que, parmi eux, deux résulteraient de la fusion de deux chromosomes, dans ce cas beaucoup plus petits et dont la présence n'aurait jamais été décelée dans ce genre.

Nous supposons donc que le seul nombre de base qui caractérise le genre *Kaempferia* est  $x = 11$ . Il ne peut, en effet, y avoir coexistence des nombres  $x = 11$  et  $x = 6$  car nous aurions alors pour une même espèce, le *K. rotunda* L., ces deux origines différentes, ce qui paraît peu vraisemblable ; il est plus logique de voir là des degrés de polyploïdie différents, à l'intérieur d'une même série. Ce nombre de base  $x = 11$  résulterait peut-être de celui fréquemment rencontré dans la famille comme nous le verrons plus loin,  $x = 12$ , par perte d'un chromosome.

#### Genre *Curcuma* :

Le genre *Curcuma* a été très étudié, il semble que la majorité de ses espèces ait posé des problèmes aux auteurs qui s'y sont intéressés. De l'examen de la liste des nombres chromosomiques établie, il ressort en effet que, pour une même plante, les résultats sont assez hétérogènes ; ainsi, pour le *Curcuma longa* par exemple, SUGIURA

(1928 et 1936) a compté 64 chromosomes, SATO (1948) 32, RAGHAVAN et VENKATASUBBAN (1943) 62, SHARMA et BHATTACHARYYA (1959) 62 et RAMCHANDRAN (1961) 63. Ces différents chercheurs ont également trouvé, dans ce genre, des plantes à  $2n = 42$ ,  $2n = 64$ , et  $2n = 86$ . D'après RAGHAVAN et VENKATASUBBAN, les espèces examinées seraient des allopolyploïdes issus d'un croisement entre formes ancestrales à  $x = 12$  et à  $x = 9$ .

SHARMA et BHATTACHARYYA pensent que les variations du nombre chromosomique à l'intérieur d'une espèce proviendraient du fait que, selon les tissus, les cellules ne renfermeraient pas le même stock de chromosomes, mais que, cependant, la majorité d'entre elles possèderaient  $2n$ . Le fait que de telles plantes peuvent survivre, expliquent-ils, est dû à ce que leurs modalités de reproduction sont exclusivement végétatives. Pour ces auteurs, toutes les espèces de ce genre auraient pour origine des formes où  $n = 16$ .

RAMCHANDRAN (1961) admet pour l'ensemble du genre *Curcuma*, le nombre de base  $x = 21$ ; il considère que ce nombre, trop élevé pour être primaire, dériverait, par allotriploïdie, des nombres  $x = 9$  et  $x = 12$  rencontrés dans d'autres genres de la famille des Zingibéracées. Les différences trouvées chez le *C. aromatica*, par exemple, seraient alors fonction du degré de polyplôïdie :  $2n = 42$  serait une forme diploïde,  $2n = 63$  une forme triploïde,  $2n = 86$  une forme tétraploïde qui, par duplication, aurait gagné deux chromosomes. RAMCHANDRAN, qui a étudié en détail la mitose chez les *C. decipiens* ( $2n = 42$ ) et *C. longa* ( $2n = 63$ ), a pu confirmer la nature diploïde de la première espèce et celle autotriploïde de la seconde où, malgré la petite taille des chromosomes, cet auteur a pu mettre en évidence un haut pourcentage d'associations trivalentes. La stérilité observée chez le *C. longa* serait due à la constitution chromosomique de cette plante.

Nous n'avons pu personnellement, faute de matériel utilisable, effectuer des comptages à l'intérieur de ce groupe. Cependant, l'hypothèse émise par RAMCHANDRAN et auparavant par RAGHAVAN et VENKATASUBBAN nous satisfaisant, nous admettons pour le genre *Curcuma* l'existence du nombre de base dérivé  $x = 21$  dont nous tenterons ultérieurement d'expliquer l'origine.

#### Genre *Roscoea* :

Une seule espèce, le *R. alpina*, a été étudiée par SHARMA et BHATTACHARYYA en 1959, puis par MALIK en 1961. Ils s'accordent pour trouver, dans les cellules de la région du méristème radulaire, la présence de 24 chromosomes somatiques.

Notre recherche chez le *R. purpurea* nous conduit au même résultat. Lors de l'examen des plaques métaphasiques nous avons noté l'existence de deux chromosomes beaucoup plus petits que les autres, de deux beaucoup plus longs et de forme caractéristique, et enfin, de deux réalisant une figure symétrique par rapport à un plan qui passerait par leurs extrémités amincies. Tenant compte du nombre chromosomique déterminé,  $2n = 24$  d'une part, et de ces quelques observations d'autre part, nous pouvons penser que cette plante est une forme diploïde d'une série  $x = 12$ . Il en est probablement de même pour les autres espèces de ce genre.

Nous admettons donc, chez *Roscoea*, le nombre de base  $x = 12$ .

#### Genre *Cautleya* :

Un dénombrement effectué dans les cellules du *C. spicata* par SHARMA et BHATTACHARYYA en 1959 a révélé la présence de 34 chromosomes somatiques. Des ressemblances dans les caractères morphologiques entre les plantes appartenant à ce genre et celles du genre *Hedychium*, ainsi que la similitude du nombre de chromosomes dans ces deux groupes, conduisent ces mêmes auteurs à penser que peut-être ils représentent des rameaux d'une même lignée qui se seraient séparés très tôt lors de l'évolution.

Par conséquent, le genre *Cautleya* aurait pour nombre de base  $x = 17$  qui ne semble pas devoir être primitif.

## b. GLOBBÉES.

A l'intérieur de cette tribu seul le genre *Globba* a fait l'objet de travaux de caryologie. Les *G. racemosa*, *G. Hookeri*, examinés par SHARMA et BHATTACHARYYA (1959) possèdent respectivement 24 et 22 chromosomes. Ces mêmes auteurs ont établi  $2n = 44$  chez le *G. bulbifera* alors qu'un dénombrement fait par RAGHAVAN et VENKATASUBBAN (1943) donne pour cette même plante  $2n = 48$ .

SHARMA et BHATTACHARYYA en ont déduit que, pour cette série de végétaux, deux origines étaient également plausibles,  $x = 11$ , ou  $x = 12$ . Par ailleurs, ces mêmes auteurs ont remarqué que les caractères morphologiques de ces plantes et de celles rattachées aux genres *Aframomum*, *Amomum* et *Elettaria* étaient voisins; ayant envisagé que ces dernières avaient pour nombre de base  $x = 12$ , ils pensent que, peut-être, mais sans rien affirmer, les différentes espèces de ce genre seraient le résultat d'une polyploidie à base 12.

Nos observations personnelles, effectuées sur les *G. Winnitii* et *G. Schomburgkii*, possédant l'un et l'autre 48 chromosomes, sembleraient appuyer cette dernière hypothèse, d'autant plus qu'ils appartiennent à la même section, la troisième (*Marantella*), que le *G. bulbifera*.

## c. ZINGIBÉRÉES.

Genre *Zingiber* :

Selon les espèces, les nombres chromosomiques déterminés par RAGHAVAN et VENKATASUBBAN, SHARMA et BHATTACHARYYA, MORINAGA, CHAKRAVORTI, SUGIURA, SATO, sont faibles ou élevés, variant entre 22 et 55, mais tous sont des multiples de 11 à l'exception de  $2n = 24$  trouvé par TAKAHASHI chez le *Z. officinale*. En 1945, JANAKI AMMAL a découvert, chez cette même plante, en plus des 22 chromosomes régulièrement comptés par les autres auteurs, la présence de 2 « B » chromosomes dont l'origine n'est pas encore expliquée aujourd'hui. Ce sont peut-être ces mêmes chromosomes, qui, observés déjà par TAKAHASHI, l'avaient amené à admettre pour cette espèce  $2n = 24$ . Notre travail a eu pour résultat de signaler, chez le *Z. officinale*, l'existence de 66 chromosomes somatiques.

Il semblerait donc que  $x = 11$  soit le nombre de base du genre *Zingiber*. Toutes les espèces étudiées présenteraient seulement, comme différences entre elles, des degrés de polyploidie variés, ce qui s'explique très bien, car la plupart d'entre elles, cultivées dans un but économique, sont sélectionnées en vue de la production : une plante hautement polyploïde serait plus intéressante, puisqu'elle doit fournir des rhizomes beaucoup plus gros que les autres.

Genres *Aframomum*, *Amomum*, *Phaeomeria*, *Elettaria*, *Burbridgea* :

L'étude des plaques métaphasiques que nous avons faites chez l'*Aframomum granum paradisi* nous a montré la présence de 48 chromosomes somatiques, qui semblent se répartir par groupes de quatre. Nous serions tentés d'admettre qu'il s'agit d'une plante tétraploïde ayant  $x = 12$  pour nombre de base.

N'est-ce pas aussi l'hypothèse que présentent SHARMA et BHATTACHARYYA (1959) qui trouvent  $2n = 48$  chez l'*Amomum subulatum* et admettent la possibilité du nombre de base dérivé  $x = 12$  pour ce genre, comme l'avait proposé en 1946 VENKATASUBBAN.

Celui-ci en effet interprète l'*Amomum magnificum*, pour lequel il compte 48 chromosomes somatiques, comme étant une espèce tétraploïde, car il a vu se reformer 4 nucléoles dans les noyaux télophasiques. Mais CHAKRAVORTI dénombre chez cette même espèce 52 chromosomes. SHARMA et BHATTACHARYYA pensent que cette variation résulterait de conditions écologiques différentes, amenant la duplication de certains chromosomes, et ils estiment que cette espèce a pour nombre de base  $x = 12$ .

Il convient de remarquer que l'*A. magnificum* est habituellement considéré comme un *Phaeomeria* et qu'il est alors appelé *P. magnifica* (Ros.) K. Schum. Or BOEHM (1931) observe également 48 chromosomes somatiques chez le *P. atropurpurea*.

C'est encore 48 chromosomes qu'observent chez l'*Elettaria cardamomum* GREGORY (1936), SHARMA et BHATTACHARYYA (*loc. cit.*) et SATO (1960) au cours de la mitose. Par contre CHAKRAVORTI (*loc. cit.*) retrouve encore chez cette espèce 52 chromosomes somatiques. Nos recherches confirment les résultats des premiers auteurs.

Chez le *Burbridgea schizocheila* nous avons mis en évidence, lors de la métaphase, 48 chromosomes. C'est la seule espèce de ce genre qui a fait l'objet de travaux caryologiques, du moins à notre connaissance.

Étant donné le faible pourcentage de dénombrements effectués dans ces genres, nous ne pouvons établir avec certitude le nombre de base de ces derniers; toutefois, ces plantes, très semblables entre elles dans leur aspect, et très voisines aussi de celles rencontrées dans le genre *Amomum* pour lequel nous avons établi  $x = 12$ , sembleraient également appartenir à une série  $x = 12$ .

#### Genre *Alpinia* :

Les différents auteurs qui se sont intéressés à ce genre, RAGHAVAN et VENKATASUBBAN (1943), SATO (1948), CHAKRAVORTI (1948), VENKATASUBBAN (1946), ont trouvé  $2n = 48$  chez toutes les espèces. RAGHAVAN et VENKATASUBBAN ont fréquemment vu, chez l'*A. allughas* lors de la prophase, 4 prochromosomes attachés à un seul nucléole. Chez l'*A. calcarata*, ils ont retrouvé un phénomène identique, et ont même observé, au cours de la télophase, la fusion de 4 petits nucléoles en 1 seul plus volumineux. Pour notre part, nous avons compté 48 chromosomes somatiques chez l'*A. coerulea*; une observation attentive de leur taille et de leur forme nous a permis de grouper par quatre ceux d'entre eux qui étaient les plus caractéristiques. Nous pouvons donc envisager pour toutes ces espèces une tétraploïdie de base  $x = 12$ .

Le genre *Alpinia*, chez lequel toutes les plantes examinées présentent le même nombre de chromosomes, se caractérise ainsi par une extrême stabilité et doit être pour cette raison assez ancien.

## 2. COSTOIDÉES

#### Genre *Costus* :

Ce genre est assez bien connu, car la plupart des auteurs déjà cités s'y sont intéressés. Toutes les espèces étudiées ont un nombre haploïde de chromosomes égal à 9 ou à ses multiples, à quelques exceptions près : le *C. cylindricus*, pour lequel BOEHM (1931) a établi le nombre  $2n = 16$ , et un *C. sp.* chez qui CHAKRAVORTI (1948) a révélé la présence de 44 chromosomes somatiques. Le nombre chromosomique signalé par VENKATASUBBAN (1946) chez le *C. musaicus* :  $2n = 102? 108?$  qui est une plante cultivée, s'explique par un très haut degré de polyploïdie résultant d'une sélection. Une étude de SIMMONDS chez le *C. speciosus* var. *sericea* a donné, pour cette espèce,  $2n = 27$  et elle serait triploïde. C'est une plante cultivée rhizomateuse à graines stériles, se reproduisant exclusivement par voie végétative, et chez laquelle l'allotriploïdie observée résulterait d'une hybridation entre une plante tétraploïde et une plante diploïde du même genre.

Nos travaux personnels nous ont permis de compter 27 chromosomes chez le *C. Lucanusianus*, lors de la mitose somatique. Nous avons noté un agencement particulier de certains d'entre eux en triangles, en éventails, ou tout simplement en groupes de trois disposés parallèlement les uns aux autres. D'autre part, nous avons retrouvé, sur toutes les plaques équatoriales métaphasiques, 3 chromosomes identiques et de

forme bien différente des autres. Le *C. Lucanusianus* semble donc être lui aussi une forme triploïde de la série  $x = 9$ . Celle-ci aurait pour origine un nombre de base plus primitif qui pourrait être  $x = 3$ , en ayant peut-être un stade intermédiaire commun à toutes les Zingibéracées,  $x = 6$ .

Toutes ces considérations nous amènent à penser que les espèces du genre *Costus* étudiées jusqu'à maintenant et quels que soient leurs habitats (certains sont américains : les *C. Friedrichsenii*, *C. pictus*, *C. Malorticanus*, *C. discolor*, *C. cylindricus*, *C. niveo-purpureus*, d'autres sont africains : les *C. Lucanusianus*, *C. afer*, *C. bicolor*, un enfin de Java, le *C. speciosus*) sont des polypléïdes à des degrés différents de la même série, et que celles où le nombre chromosomique n'est pas un multiple direct du nombre de base établi en seraient dérivées par perte ou fusion d'une paire de chromosomes.

\*  
\*  
\*

À la suite de cette discussion, nous pouvons dire que les Zingibéracées apparaissent hétérogènes si on les juge d'après leurs caractères caryologiques, car les nombres haploïdes de chromosomes rencontrés chez les différentes espèces sont assez variés. Nous avons pu établir pour les différents genres l'existence des nombres de base  $x = 9$ , 11, 12, 17 et 21; certains genres possèdent eux-mêmes plusieurs de ces nombres de base. Une étude attentive montre également que, dans la sous-famille des Zingibéroïdées, le nombre  $x = 12$  est le plus fréquent, puisqu'on le retrouve chez les genres *Roscoea*, *Globba*, *Amomum*, *Phaeomeria*, *Elettaria*, *Burbridgea* et *Alpinia*, que, dans celle des Costoïdées, le nombre  $x = 9$  paraît unique (5). Chez les Zingibéracées, comme chez les autres Scitaminiées, ces nombres de base sont trop élevés pour qu'ils puissent être considérés comme primitifs. D'autant plus que ces végétaux possèdent des caractères morphologiques et anatomiques évolués (TOMLINSON en 1962 le souligne), et doivent représenter des éléments récents des phylums.

Si nous admettons qu'elles ont une souche commune avec les Musacées, que nous pouvons appeler avec TOMLINSON (*loc. cit.*) Protoscitaminiées, leurs nombres chromosomiques actuels doivent dériver des nombres de base  $x = 3$ ,  $x = 4$ , ou  $x = 5$ . La dominance simultanée des nombres  $x = 12$  et  $x = 9$  (6) nous amène d'abord à songer, comme nous l'avons fait pour les *Heliconia*, qu'ils dérivent l'un et l'autre de  $x = 3$ , soit directement par polypléïdie, soit par croisement entre des plantes appartenant à deux séries de bases  $x = 3$  et  $x = 6$ , celle-ci dérivant de la première par addition ou multiplication d'équipements chromosomiques originels. En pensant à l'homogénéité de cette famille reconnue par tous les auteurs, nous pourrions admettre que les nombres dérivés  $x = 11$  et  $x = 17$  résulteraient, le premier de  $x = 12$  par perte d'un chromosome, le second d'hybridations entre des plantes appartenant à des séries de bases  $x = 11$  et  $x = 6$ . De même le nombre de base  $x = 21$ , trouvé jusqu'à présent chez le seul genre *Curcuma*, aurait-il son origine chez une plante ayant  $2n = 22$  de la série  $x = 11$  et qui aurait perdu un chromosome. Il peut aussi provenir d'une allopléïdie entre plantes de bases  $x = 9$  et  $x = 12$ ; mais on peut supposer que cet  $x = 9$  est vraisemblablement différent de celui qui caractérise les Costoïdées.

Il semble probable que les plantes ayant 12 chromosomes aient été nombreuses et que leurs génomes, quoique voisins, aient pu présenter quelques légères différences, si bien que, à la faveur de multiples croisements entre elles, soit par autopolypléïdie, soit par allopléïdie, serait apparue toute une gamme d'espèces nouvelles à nombres

(5) P. J. M. Maas nous signalait au cours d'une conversation en juillet 1967 qu'il avait retrouvé  $x = 9$  chez certains *Dimerocostus* possédant 27 chromosomes.

(6) Au cours de cette même conversation, P. J. M. Maas nous indiquait également qu'il avait observé chez les *Renealmia* (Zingibérées) une série polypléïde de base  $x = 9$  ( $2n = 27, 36$  et  $45$ ).

de base variés et dérivant tous d'une même origine. Cela expliquerait la diversité des résultats caryologiques obtenus et les liens qui cependant paraissent les unir.

Toutes ces considérations sont purement hypothétiques, car nous n'avons jamais rencontré une espèce à  $2n = 6$  ou  $2n = 12$  chromosomes. D'un autre côté, l'absence de séries pouvant avoir pour origine  $x = 7$ ,  $x = 8$  et  $x = 10$ , indique, semble-t-il, que ces nombres eux-mêmes dérivés de  $x = 4$ ,  $x = 3$  et  $x = 5$  n'interviennent pas chez les Zingibéracées. Elle expliquerait peut-être ce qui fait à la fois leur originalité et leur homogénéité, amenant TOMLINSON à les isoler dans l'ordre des Scitaminées (cf. son schéma p. 209 [1962]). Il convient de remarquer aussi que la polypléidie est largement répandue chez les Zingibéracées, puisque dans presque tous les genres il existe de véritables séries polypléides. Ce sont pour la plupart des plantes tropicales et nous savons que la polypléidie a pu être induite par des températures élevées. Nous avons aussi fréquemment noté dans chaque genre la présence de nombres chromosomiques aneuploïdes. Il est très intéressant de remarquer dans certains cas l'existence de plusieurs nombres chromosomiques pour une seule espèce. Si nous tenons compte simultanément de tous ces éléments, il est possible de dire que la polypléidie et l'aneuploïdie toutes deux réunies sont responsables de l'évolution de chacun des genres dans la famille des Zingibéracées. Toutefois nous avons très rarement observé des plantes ayant un haut degré de polypléidie; SHARMA et BHATTACHARYYA expliquent cela par le fait qu'elles ne seraient pas capables de survivre.

Compte tenu de ce que nous venons de dire, nous pouvons admettre que l'évolution, dans cette famille, s'est faite par passage d'une série primitive où  $x$  était égal à 3 à des séries d'ordre supérieur chez lesquelles  $x = 9, 11, 12, 17$  et  $21$  par l'intermédiaire de séries de base  $x = 6$ . Nous avons résumé ces mécanismes dont nous reconnaissons le caractère hypothétique, dans le schéma 3 construit à partir des différents nombres de base trouvés; pour tenir compte des résultats communiqués par P.J.M. MAAS à propos des *Renealmia*, il faudrait inscrire le chiffre 9 dans les lignes de tirets joignant d'une part 6 et 3 et d'autre part 21.

Son examen met immédiatement en évidence que très tôt deux grands groupes se sont séparés pour évoluer indépendamment. Ils correspondent aux deux sous-familles établies par K. SCHUMANN, les Zingibéroïdées et les Costoidées. Cet auteur a été tenté, en raison de leurs nombreuses différences — structures végétatives, présence de glandes nectarifères et poches à essences chez les premières alors qu'elles sont absentes chez les secondes — de les séparer et d'en faire deux familles particulières. Cependant il a cru préférable de les garder réunies en une même famille en raison de la structure de leurs fleurs et de leurs fruits qui sont comparables. TOMLINSON (1962), reprenant le point de vue de NAKAI (*loc. cit.*), estime qu'il faut considérer ces deux groupes de végétaux comme deux familles, ayant une origine commune, mais bien distinctes par de nombreux caractères anatomiques, par exemple, la présence de canaux aérifères confondus avec les nervures principales chez les Zingibéracées privées des Costoidées, alors que chez les Costacées ces canaux sont réduits et souvent même absents.

Les données caryologiques présentées ici viennent appuyer ce point de vue. En effet le schéma 3 montre également que l'ensemble des Costoidées ou des Costacées est homogène, comme SCHUMANN le supposait d'ailleurs, puisqu'il n'estimait pas utile de le subdiviser. N'est-ce pas ce que semble confirmer les résultats caryologiques (pour elles  $x = 9$ ), certes connus pour deux seulement des quatre genres qu'elle rassemblent : le genre *Costus*, qui est cosmopolite, bien qu'ayant plus de représentants dans l'Ancien Monde que dans le Nouveau, et le genre *Dimerocostus* qui est exclusivement américain.

Par contre notre schéma montre que la sous-famille des Zingibéroïdées ou la famille des Zingibéracées *sensu stricto* est un grand groupe bétérogène dont la division



HOLTUM admet sans changement la tribu des Globbées, qui rassemble des plantes ayant toutes des staminodes latéraux pétaloïdes, mais surtout remarquables par leur ayant uniloculaire à placentation pariétale. Le genre *Globba* est caractérisé par le nombre chromosomique de base  $x = 12$ , dont dériverait un nombre de base secondaire  $x = 11$ , observé seulement chez une espèce.

Par contre il modifie les deux autres tribus. Constatant que les *Zingiber* possèdent, comme les Hédychiées, des staminodes latéraux pétaloïdes, un ovaire trilobulaire à placentation axile comme beaucoup d'entre elles (les autres ont un ovaire uniloculaire et une placentation ou basale ou insérée sur une colonne centrale), il les intègre à cette tribu. Du point de vue de la caryologie ce transfert paraît justifié puisque le genre *Zingiber* a pour nombre de base  $x = 11$ , comme le genre *Kaempferia* et certains *Hedychium*; puis, dérivant de ce nombre, on observe les nombres  $x = 17$  (*Hedychium*, *Cautleya*) et  $x = 12$  existant encore chez quelques *Hedychium* et chez les *Roscoea*. Cette tribu, par la diversité des nombres de base caractéristiques, paraît plus évoluée que la précédente.

La tribu des Zingibéroïdées privées du genre *Zingiber* — HOLTUM propose de l'appeler Alpinées — devient alors fort homogène : du point de vue de la morphologie, les genres qui y sont groupés n'ont plus de staminodes latéraux ou, s'ils en ont encore, ils ne sont plus pétaloïdes et ne sont plus représentés que par de petites dents ou de courts appendices linéaires situés à la base du labelle; du point de vue de la caryologie, ces mêmes figures ne présentent plus qu'un seul nombre de base,  $x = 12$ , si l'on en juge d'après la liste des nombres chromosomiques présentée ici. Il convient maintenant d'y ajouter le nombre  $x = 9$  mis en évidence par P.J.M. MAAS pour le genre *Renealmia* (cf. note infrapaginale p. 101).

Cependant il n'y a pas une concordance parfaite entre la classification de HOLTUM et celle que suggère la caryologie. En effet d'après l'état de développement des staminodes latéraux, il paraît y avoir d'étroites affinités entre les Globbées et les Hédychiées et un certain isolement des Alpinées; or, d'après le nombre des chromosomes, celles-ci sont très proches des Globbées ( $2n = 48$ ) alors que les Hédychiées, en raison de la diversité de leurs nombres chromosomiques, semblent se séparer d'elles. Mais peut-être ont-elles simplement atteint un degré d'évolution supérieur à celui des deux autres tribus.

Ces apparentes contradictions ne signifient-elles pas que la subdivision en trois tribus des Zingibéroïdées n'a pas une valeur phylogénétique réelle? Sans doute faut-il considérer celles-ci comme formant une unique tribu dans laquelle les différents genres se trouveraient à divers moments de leur évolution. C'est ce que pensait autrefois BENTHAM. Les données biochimiques réunies par HEGNAUER n'apportent pas d'arguments susceptibles de justifier la valeur taxinomique des trois tribus. TOMLINSON (1956, p. 590), s'il reconnaît que le genre *Zingiber* occupe une position plus naturelle chez les Hédychiées, confirmée par le caractère du plan d'insertion foliaire, qui est commun aux Globbées et aux Hédychiées, estime qu'il n'y a aucun fait anatomique fondamental permettant de réellement distinguer les tribus.

Il semble donc que, malgré la diversité de leurs caractères anatomiques et morphologiques, malgré la diversité de leurs nombres chromosomiques de base, les Zingibéroïdées forment une unité systématique naturelle encore douée de dynamisme évolutif et distincte des Costoidées. Celles-ci, en raison de leur nombre chromosomique de base unique, paraissent avoir présentement perdu ce pouvoir d'évolution, comme nous le constaterons aussi pour les Cannacées. C'est peut-être là un argument s'ajoutant aux autres pour accepter l'opinion de NAKAI et de TOMLINSON et admettre qu'il s'agit de deux familles véritables ayant cependant une origine commune.

### III. LES CANNACÉES

Le genre *Canna* constitue à lui seul la famille des Cannacées. Celles-ci, comme les Marantacées, possèdent un androcée réduit à une demi-étamine fertile et à des pièces pétaloïdes, un calice formé de sépales libres ou seulement soudés à la base, ce qui les distingue des Zingibéracées. Mais les Cannacées se séparent des Marantacées par leur ovaire trilobulaire où se développent de nombreux ovules et par leurs feuilles démunies de pétioles nets. De nombreuses variétés horticoles sont remarquables par leur port, par les dimensions et la beauté de leurs fleurs. KRAENZLIN, en 1912, dans la monographie du Pflanzenreich, reconnaissait une cinquantaine d'espèces botaniques, presque toutes américaines, puisque cinq seulement sont originaires du Sud-Est asiatique et une seule de l'Afrique.

Il existe déjà plusieurs dénombrements chromosomiques et des données caryologiques, la description du noyau en particulier, pour quelques espèces. Il a paru cependant intéressant d'examiner un *Canna* botanique et une variété horticole afin de comparer la structure nucléaire et le déroulement de la mitose à ceux des autres Scitamineées, bien qu'il ne s'agisse pas de végétaux cultivés dans les Serres du Muséum : l'espèce est présentée dans l'École de Botanique, la variété sert à la décoration du jardin.

## RECHERCHES PERSONNELLES

### MATÉRIEL

*Canna indica* L.

Amérique Centrale et Iles voisines.

*Canna hortensis* Guillaumin cultivar. Centenaire de Rozain-Boucharlat.

Le matériel fixé consiste en de jeunes boutons floraux pour le *Canna indica* dans lesquels il n'a malheureusement pas été possible d'observer d'autres stades de la méiose que le synzézis, en des méristèmes radiculaires prélevés sur des pieds en pot avant leur plantation dans le jardin pour le cultiver.

### DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES CARYOLOGIQUES

La structure nucléaire et l'évolution mitotique sont très comparables chez les deux plantes, malgré la différence des tissus examinés. Cette homogénéité n'est pas surprenante, si l'on pense que TOMLINSON (1960) constate également une très grande uniformité dans la morphologie des organes végétatifs et de l'anatomie de divers *Canna*.

#### 1. Stades chromosomiques.

##### MÉTAPHASE ET ANAPHASE.

Ces deux phases sont très régulières. Il suffit de décrire ici les équipements chromosomiques de ces deux plantes.

*Canna indica* :

Dans les tissus somatiques des jeunes boutons floraux, les cellules sont assez petites et le diamètre des plaques équatoriales observées, dont le contour est grossièrement circulaire, oscille entre 5,5  $\mu$  et à peine 7  $\mu$ .

Les 18 chromosomes ont une moyenne épaisseur de 0,3  $\mu$  et leur constriction primaire est souvent discernable. Ils peuvent généralement être tous appariés d'après leur forme et leurs dimensions respectives (pl. XIII, fig. 4 et pl. XVII, photo 5).

Deux chromosomes sont toujours reconnaissables par leur longueur, environ 3  $\mu$ , et par leurs deux bras légèrement infléchis, inégaux; le plus court correspond sensi-

blement aux deux tiers de l'autre. Quatre chromosomes, ayant une constriction sub-médiane, forment deux couples distincts par leurs tailles respectives, près de  $2,5 \mu$  pour l'un, un peu plus de  $2 \mu$  pour l'autre. Aussi grands que ceux-ci, deux chromosomes sont isobrachiiaux. Également longs de  $2 \mu$ , quatre chromosomes forment deux paires remarquables par leurs bras légèrement ou fortement dissemblables. Les six derniers, ayant habituellement un aspect de bâtonnet, peuvent être appariés d'après leur longueur décroissante.

*Canna hortensis* cultivar. Centenaire de Rozaint-Boucharlat.

Dans les méristèmes radiculaires, les cellules sont légèrement plus grandes et présentent des contours plus variés que celles des tissus floraux. Les chromosomes dessinent alors des plaques équatoriales, les unes grossièrement circulaires, les autres plus ou moins elliptiques, dont les diamètres ou les axes ont une longueur variant entre  $5,5 \mu$  et  $8 \mu$ .

Il y a ici encore 18 chromosomes, épais de  $0,4 \mu$ ; et présentant généralement une constriction primaire visible. A quelques détails près, ils ressemblent beaucoup à ceux du *C. indica*. Les chromosomes les plus longs,  $3 \mu$ , ont la dissymétrie de leurs bras inégaux moins marquée. Elle est au contraire nette chez deux chromosomes atteignant  $2,5 \mu$  et dont le plus grand bras est presque toujours formé de deux segments. Sensiblement isobrachiiaux, quatre chromosomes ont à peu près la même taille que les précédents. Quatre autres, à peine plus courts, ont un petit et un grand bras; celui-ci paraît parfois cassé par une constriction secondaire. On reconnaît encore une paire à ses chromosomes subégaux mesurant  $2 \mu$ , et deux autres couples, dont les chromosomes, de même taille,  $2,6 \mu$ , ont les premiers un bras court ( $0,6 \mu$ ) et les seconds deux bras quasi semblables (pl. XIII, fig. 3 et pl. XVII, photo. 6).

## 2. Stades nucléaires.

Dès leur arrivée aux pôles, les chromosomes commencent leur désérialisation. Serpenteant autour du nucléole qui ne tarde pas à réapparaître, les chromonèmes, d'abord très chromatiques, et relativement courts, puis beaucoup plus longs, traversent en tout sens la caryolymphe enclose dans la membrane nucléaire reconstituée. Peu à peu s'organise un réseau grêle, pâle, mais net car l'enchylème demeure incolore, et sur lequel subsistent çà et là des chromocentres toujours bien colorés. Ces phénomènes finissent par donner un noyau interphasique de type semi-réticulé, tout à fait comparable à celui observé par Cécile DELAY (*loc. cit.*) justement chez le *C. indica*. On y retrouve la dizaine de chromocentres granuleux qu'elle signale. Il s'agit donc de noyaux disréticulés de type B, puisque le nombre des chromocentres est inférieur à celui des chromosomes (pl. XIII, fig. 5 et pl. XVII, photo. 7).

Les noyaux quiescents présentent un semi-réseau grisâtre, se détachant bien sur le fond incolore, et montrent de place en place des chromocentres très petits, à l'exception de l'un d'eux dont le diamètre peut atteindre  $0,3 \mu$ , presque aussi nombreux que les chromosomes. Dans la coiffe les noyaux ont un aspect comparable, mais le nucléole est moins gros; il a à peine  $2 \mu$  de diamètre.

Au cours de la prophase, on observe tous les stades de l'évolution chromatique caractéristiques des noyaux semi-réticulés.

## DISCUSSION DES RÉSULTATS

### 1. La structure nucléaire et les chromosomes.

La structure semi-réticulée chromocentrique des noyaux interphasiques observée aussi bien par Cécile DELAY que par nous correspond aux dimensions des chromosomes métaphasiques, dont les plus longs ne dépassent pas  $3 \mu$ . Chez les *Canna* les éléments

du semi-réticulum sont plus nettement visibles que chez la plupart des Scitaminées. Ils rappellent tout à fait ceux des *Strelitzia* ou du *Ravenala* qui sont considérés comme des formes primitives. Sans doute les Cannacées ont-elles gardé une structure nucléaire relativement ancienne alors que par leurs fleurs elles paraissent être très spécialisées.

L'aspect des chromosomes somatiques observés ici, et spécialement ceux observés dans les méristèmes radiculaires, rappelle tout à fait celui des chromosomes dessinés par différents auteurs, TORUGAWA et KUWADA, VENKATASUBBAN, SATO en particulier, pour des espèces ou des formes horticoles variées. Cette constatation amène à penser que le genre *Canna* possède une grande homogénéité.

## 2. Liste des nombres chromosomiques.

	<i>n</i>	<i>2n</i>
SOUS-GENRE II : <i>Eucanna</i> Bak.		
Section I <i>Bialatae</i> :		
<i>Canna discolor</i> Lindl.	18	OFFERIJNS 1935.
<i>C. lutea</i> Mill.	18	OFFERIJNS 1935.
<i>C. humilis</i> Bouché.	18	OOMEN 1948.
Section II <i>Trialatae</i> :		
<i>Canna flaccida</i> Salisb.	18	HEITZ 1927.
	18	BELLING 1927.
<i>C. glauca</i> L.	9	HONING 1923.
	18	OOMEN 1948.
	18	SATO 1960.
<i>C. glauca</i> var. Pur Yellow.	9	OFFERIJNS 1938.
<i>C. indica</i> L.	3	WIEGAND 1900.
	8	KOERNICKE 1903.
	16	HONING 1915 (7).
	9	HONING 1923.
	18	HEITZ 1927.
	9	SCHAEDE 1928.
	9	KRACAUER 1930.
	18	HAMEL.
<i>C. glauca</i> × <i>indica</i> .	9	HONING 1928.
<i>C. limbata</i> Rosc. = <i>C. aureo-vittata</i> Lodd.	18	HONING 1928.
<i>C. aureo-vittata</i> var. <i>Gigas.</i>	36	HONING 1928.
<i>C. edulis</i> Ker.	9	BELLING 1927.
	27	VENKATASUBBAN 1946.
	18	SIMMONDS 1954.
	18	SATO 1960.
<i>C. × hortensis</i> Guillaumin plusieurs variétés	18	OOMEN 1948.
18 variétés	9 18 ou 27	KUWADA 1918.
		TOKUGAWA et KUWADA 1924.
<i>C. × hortensis</i> :		
var. Firebird.	9 III	BELLING 1921 et 1925.

(7) D'après Honing 1923.

	$n$	$2n$	
var. <i>Gladiator</i> .	9 III		BELLING 1921 et 1925
var. <i>Pennsylvania</i> .	$\frac{27}{2}$	$(nI + n^{II} + n^{III})$	BELLING 1921 et 1925.
<i>C. × hortensis</i> var. <i>Rozaint-Boucharlat</i>		18	HAMEL.

### 3. Essai de caryo-taxinomie des Cannacées.

L'examen de la liste des nombres chromosomiques montre d'abord qu'il n'y a aucun résultat pour les *Canna* groupés par KRAENZLIN dans le premier sous-genre *Distemon*, dont la fleur ne présente pas de staminodes externes. Elle confirme par contre l'homogénéité du sous-genre *Eucanna*, caractérisé par la présence de ces staminodes externes, deux ou trois suivant la section. Les espèces de la première section, comme celles de la seconde, ont toutes actuellement pour nombre de base  $x = 9$ . Il ne semble pas en effet possible de retenir les dénombrements de WIEGAND ( $2n = 6$  et  $n = 3$ ) faits au cours d'une étude consacrée au développement du sac embryonnaire chez la *Canna indica*. Ses dessins, comme les commentaires qu'il en donne, montrent qu'il a compté les bivalents et les chromosomes sur des vues latérales ou obliques, où ils n'étaient pas tous présents. Dès 1903, KOERNICKE critique cette interprétation et déclare avoir dénombré plusieurs fois 8 bivalents, mais il ne donne aucune figure. GRÉGOIRE (1912), sans donner sa source d'ailleurs, signale que les *Canna* ont six chromosomes (sans doute reprend-il le résultat de WIEGAND) dans une controverse avec DEHORNE sur la théorie du nombre diploïde des chromosomes somatiques; il ne s'intéresse qu'au fait que ce nombre soit pair. Retenir ce nombre comme ayant une valeur réelle dans une étude caryologique du genre *Canna* ne semble pas nécessaire.

Enfin si HONING, en 1915, pensait avoir observé 16 chromosomes somatiques chez la *Canna indica*, il comptait, en 1923, 9 bivalents chez cette espèce. En fait les espèces botaniques ont 18 chromosomes dans leurs cellules végétatives et 9 bivalents en métaphase I dans les cellules-mères du pollen. Une forme du *Canna edulis* étudiée par VENKATASUBBAN est triploïde, puisqu'elle présente dans ses tissus somatiques 27 chromosomes qui peuvent être associés, remarque-t-il, par trois. Il en est de même chez certaines variétés horticoles, qui très souvent, lors de la réduction chromatique, ne présentent en métaphase I que des trivalents comme l'a montré BELLING pour les variétés *Gladiator* et *Firebird*. Il existe aussi une forme tétraploïde, la variété *Gigas* du *C. aureo-vittata* décrite par HONING.

Le nombre chromosomique de base des *Canna* actuels est donc  $x = 9$ . Ce nombre est-il originel? N'est-il pas plutôt, comme pour les autres Scitaminées, un nombre dérivé? Deux hypothèses peuvent être alors envisagées. Ou bien, comme nous venons de le constater chez les *Costus*, ce nombre peut dériver de  $x = 3 + x = 6$ ; ou bien il peut être le résultat de l'addition du nombre de base primitif  $x = 4$  et du nombre dérivé  $x = 5$ , ainsi que nous l'avons constaté chez les Musacées. Il ne paraît pas possible de répondre maintenant à la question ainsi posée. Il semble préférable d'avoir envisagé la place occupée par cette famille dans l'ordre des Scitaminées.

## IV. LES MARANTACÉES

La famille des Marantacées se compose d'environ 400 espèces réparties en 29 genres. Ces Monocotylédones tropicales ou subtropicales, rangées dans l'ordre des Zingibé-

rales, sont toutes des plantes herbacées, stolonifères, à rhizomes ou racines tubéreuses, caractérisées par la présence :

- de feuilles plus ou moins ligulées, stipulées, dont le pétiole possède, au sommet, une articulation anatomiquement différenciée;
- des fleurs hermaphrodites, asymétriques, vivement colorées, à l'androcée réduit à une seule étamine dont la moitié seulement est fertile, groupées en une inflorescence complexe;
- des fruits loculicides ou bacciformes renfermant des graines, sans albumen, mais avec périsperme, à embryon courbe.

Certaines ont l'aspect de lianes. Leur multiplication se fait presque exclusivement par voie végétative.

Les genres *Calathea* et *Maranta*, du continent américain, comprennent la majorité des espèces, les autres poussant dans les forêts humides ou marécageuses d'Afrique et d'Asie (Indo-Malaisie). Il faut remarquer que seul le genre *Thalia* est représenté à la fois en Amérique (où croissent onze espèces actuellement connues) et en Afrique par deux d'entre elles, à savoir : le *T. geniculata* et le *T. dealbata*.

Ces espèces constituent un véritable trait d'union entre les deux grandes zones de répartition géographique que représentent ces deux continents.

\* \*

Comme un certain nombre d'espèces de Marantacées cultivées dans les serres du Muséum n'avaient fait, jusqu'à ce jour, l'objet d'études caryologiques, nous avons pensé qu'il serait intéressant de compléter les travaux effectués par d'autres chercheurs dans cette discipline. Parallèlement aux dénombrements chromosomiques et à la description des idiogrammes, nous avons observé l'évolution chromosomique au cours de la mitose ainsi que le type nucléaire, aussi bien à l'état quiescent qu'en interphase. Les résultats obtenus sont comparés à ceux antérieurement publiés par les divers auteurs qui se sont occupés de la caryologie des Marantacées. L'ensemble de ces données caryologiques est ensuite utilisé pour en tirer des renseignements d'ordre taxinomique. En tenant compte également des travaux relatifs à la morphologie, à l'anatomie et à la phylogénie des plantes de cette famille, nous verrons s'il convient ou non de conserver sa séparation en deux tribus comme le préconise SCHUMANN.

\* \*

Les premières observations sont l'œuvre de LINNÉ (8) qui, vers 1780, étudie trois espèces de Marantées qu'il range dans les genres *Maranta*, *Thalia* et *Myrosma*. En 1782, LOUREIRO (8) définit le genre *Donax*; WILLDENOW (8), en 1798, celui qu'il appelle *Phrynium*. G.F.W. MEYER (8), en 1818, soustrait du genre *Maranta* plusieurs espèces qu'il rassemble sous le nom de *Calathea* obligeant à tracer par la suite une limite précise entre les genres *Calathea* et *Phrynium* considérés alors, et jusque vers 1850, comme synonymes l'un de l'autre.

C'est en 1862 que KOERNICKE (8), prenant en considération non seulement les fleurs, mais aussi les fruits et les graines, publie la première monographie importante de la tribu des Marantées.

BENTHAM et HOOKER, dans le « *Genera Plantarum* » (1880), établissent une nouvelle classification en se basant sur les caractères de l'ovaire. Ils placent cette tribu dans l'ordre des Scitaminées, à côté des Zingibérées, Cannées et Musées.

(8) Cités d'après K. Schumann (1902).

K. SCHUMANN, dans le « Pflanzenreich » (1902), élève ces tribus au rang de familles. Il distingue, chez les Marantacées, 26 genres (alors que KOERNICKE n'en décrivait que 12) qu'il sépare, comme ce dernier, en deux groupes ou tribus. En 1930, LOESENER reprend cette classification mais adopte le genre *Schumannianthus* créé par GAGNEPAIN tandis qu'il considère le genre *Actoplanes* comme synonyme de *Donax*.

### Tribu I : PHRYNIÉES

#### GENRES.

*Schumannianthus*, *Donax*, *Sarcophrynium*, *Thaumatococcus*, *Hybophrynium*, *Trachyphrynium*, *Stachyphrynium*, *Halopegia*, *Afrocalathea*, *Phrynium*, *Cominsia*, *Clinogyne*, *Monophrynium*, *Ctenophrynium*, *Calathea*, *Phacelophrynium*.

### Tribu II : MARANTÉES

#### GENRES.

*Maranta*, *Sarante*, *Myrosma*, *Stromanthe*, *Ctenanthe*, *Ischnosiphon*, *Pleiotachya*, *Monophyllanthe*, *Monotagma*, *Thalia*.

RENDE, WETTSTEIN, PULLE (9), LAWRENCE, reprennent cette classification. Dans la seconde édition de « The Families of Flowering Plants » HUTCHINSON regroupe les *Hybophrynium* et les *Trachyphrynium* sous le nom de ces derniers et introduit dans la tribu des Phryniées quatre nouveaux genres africains, à savoir : *Megaphrynium*, *Hupselodelphys*, *Haumania* et *Ataenida*. Il porte ainsi le nombre de genres à 29.

En 1961, TOMLINSON publie une étude morphologique et anatomique des Marantacées. Il constate que les divers genres répartis en deux tribus se distinguent par des détails de morphologie de la fleur ou de l'inflorescence, alors que l'aspect de la plante, dans un genre particulier, est souvent tout à fait différent. Il remarque également que, du point de vue anatomique, les deux tribus ne peuvent être distinguées par un quelconque caractère ou groupe de caractères. Pour cet auteur, les variations anatomiques observées à l'intérieur de la famille semblent être en corrélation bien plus avec la situation écologique et l'habitat de chaque espèce qu'avec la position taxinomique.

## RECHERCHES PERSONNELLES

### MATÉRIEL

Le matériel utilisé (15 espèces et variétés) a été prélevé sur des plantes cultivées dans les serres du Muséum :

Espèces	Origine géographique
<i>Calathea Bachemiana</i> Morren.	Brésil.
<i>Calathea Lindeniana</i> Wallis.	Pérou.
<i>Calathea Makoyana</i> Morren.	Brésil.
<i>Calathea musaica</i> Hort.	Am. trop.
<i>Calathea ornata</i> Koernicke.	Am. trop.
<i>Calathea undulata</i> Regel.	Am. trop.
<i>Calathea virginalis</i> Lind.	Am. trop.
<i>Ctenanthe Lubbersiana</i> Eichl.	Brésil.

(9) Cités d'après MELCHIOR (loc. cit.).

Espèces	Origine géographique
<i>Ischnosiphon bambusaceus</i> (Poepp. et Endl.) Koernicke.	Pérou.
<i>Maranta depressa</i> Morren.	Brésil.
<i>Maranta leuconeura</i> Morren var. <i>massangeana</i> Morren.	Brésil.
<i>Marantochloa cuspidata</i> Mil.-R.	Af. trop.
<i>Phrynium capitatum</i> Willd.	Malaisie.
<i>Stromanthe amabilis</i> Hort.	Brésil.
<i>Stromanthe Porteana</i> A. Griseb.	Brésil.

## DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES CARYOLOGIQUES

Pour présenter nos résultats nous suivrons l'ordre des genres établis par K. SCHUMANN et repris par LOESENER à l'intérieur de la famille.

### 1. Phases chromosomiques.

#### A. MÉTAPHASE.

Ce stade est normal. Un seul point particulier mérite d'être signalé. Chez le *Calathea Bachemiana*, le nucléole ne disparaît pas à la fin de la prophase. On l'observe au milieu des chromosomes dans les plaques équatoriales. Les vues latérales permettent d'observer son étirement de part et d'autre de la plaque équatoriale (pl. XV, fig. 5a). L'observation d'anaphases commençantes (pl. XV, fig. 5b) et celles d'anaphases avancées permet de dire qu'il ne se scinde pourtant pas en deux parties, mais qu'il se portera en entier à l'un des pôles fusoriaux, où il disparaîtra avant l'arrivée des chromosomes.

Voici maintenant la description des diverses plaques équatoriales.

#### Tribu I : Phryniées

##### 1. GENRE PHRYNIUM Willd.

###### *Phrynium capitatum* Willd. :

Le nucléole et la membrane nucléaire ont disparu à la fin de la prophase. Les 36 chromosomes sont disposés sur un même plan de façon à former une plaque équatoriale sensiblement circulaire de 8 à 9  $\mu$  de diamètre (pl. XIII, fig. 6).

Ces chromosomes dont l'épaisseur moyenne est voisine de 0,4  $\mu$ , sont de tailles inégales. Ils peuvent, de ce fait, sur les plaques les plus favorables, être appariés trois à trois :

- les trois plus longs (*a*) qui n'atteignent pas tout à fait 2,5  $\mu$  ont des bras inégaux;
- les *b* qui dépassent légèrement 2  $\mu$  sont incurvés;
- les *c*, de taille avoisinante, ont la forme d'un « U »;
- à peine plus courts sont les *d* et les *e*; les premiers étant en « J », les seconds en bâtonnets arqués;
- approchant tous 1,5  $\mu$ , les *f* ont la forme d'une virgule, les *g* accusent une plus nette dissymétrie et les *h* sont en « S » étiré;
- les chromosomes des autres trios sont en forme de bâtonnets plus ou moins incurvés, de taille décroissante (moins de 1,5  $\mu$  pour *i*, un peu plus de 1  $\mu$  pour *k*);
- les chromosomes *l*, droits, ne dépassent pas 1  $\mu$ .

## 2. GENRE MARANTOCHLOA Broug. et Gris (10)

*Marantochloa cuspidata* Mil R. :

Les 28 chromosomes forment une plaque équatoriale le plus souvent allongée suivant le grand axe de la cellule de section grossièrement rectangulaire dont les dimensions sont d'environ  $8 \mu$  sur  $4 \mu$  (pl. XIV, fig. 1).

Ces chromosomes sont tous de courts bâtonnets d'environ  $0,8 \mu$  de longueur. La plupart présentent une constriction médiane. Cette zone, moins chromatique que le reste du chromosome, correspond à la région du centromère. Leur épaisseur est de l'ordre de  $0,4 \mu$ .

## 3. GENRE CALATHEA G.F.W. Mey

SOUS-GENRE PSEUDOPHRYNIUM Kocrn.

Série *Cosmosae* Peters.

*Calathea virginalis* Lindl.

Cette espèce est cultivée dans les serres du Muséum sous le nom de *Maranta Mazellii* Hort.

Les 26 chromosomes dessinent, dans les cellules en division du méristème cortical, des plaques métaphasiques facilement lisibles, d'un diamètre voisin de  $7 \mu$  (pl. XIV, fig. 2). Ils ont tous une forme caractéristique; celle d'une « gouttelette ». Tous ces chromosomes dont la chromaticité est bonne, apparaissent très nettement clivés, comme constitués de deux éléments plus ou moins accolés par place l'un à l'autre. La plaque chromosomique, vue de profil, dessine une épaisse bande droite fortement chromatique.

Alors que 24 chromosomes ont une longueur voisine de  $1 \mu$  et une épaisseur de  $0,6 \mu$  les deux derniers ont une taille supérieure aux autres; leur longueur atteint  $2,5 \mu$  et leur épaisseur  $0,8 \mu$ . Une constriction isolée, à l'une de leurs extrémités, une petite boule chromatique que nous avons qualifiée, à ce stade, de satellite. Les images d'anaphase nous ont fait revenir sur cette interprétation. En effet, dans les débuts d'anaphase, les chromosomes-fils paraissent couchés dans deux plans parallèles. Au fur et à mesure de leur ascension vers les pôles fusoriaux, cette régularité va se rompre, si bien qu'en anaphase avancée, ils sont disposés sur plusieurs plans (pl. XV, fig. 2e). Il est alors possible d'en distinguer 16 à 18 car ils ne sont pas tassés les uns contre les autres. Ces chromosomes paraissent un peu moins épais que les chromosomes métaphasiques.

Les deux amas chromatiques traînent derrière eux les deux plus gros chromosomes légèrement en retard, leurs « satellites » tournés vers les pôles. Sachant que les centromères, parties des plus actives du chromosome, atteignent les pôles en premier, nous pouvons en déduire que la zone centromérique des plus gros chromosomes, non visible en métaphase, est située au niveau de la constriction qui sépare le corps chromosomique de son « satellite ». Ces observations nous permettent de dire que, en fait, ces gros chromosomes sont formés de deux bras fortement inégaux, le plus petit ayant un aspect de « Köpfchen ».

Série *Nudiscapae* Peters.

a. *Calathea Lindeniana* Wallis :

Confirmant les résultats de VENKATASUBBAN, qui a établi que  $2n = 26$  chez le *Calathea Lindeniana*, nous avons dénombré 26 chromosomes dans les plaques équatoriales somatiques (pl. XIV, fig. 3). Ce sont tous de courts bâtonnets plus ou moins

(10) Ce genre cité par HUTCHINSON dans « The Families of Flowering Plants » (1959) peut être considéré comme synonyme du genre *Clinogyne* Benth. introduit par K. SCHUMANN dans le « Pflanzenreich » (1902).

ovoïdes. Nous en distinguons une paire légèrement plus grosse que les autres. Leur épaisseur atteint  $0,8 \mu$  et leur longueur  $1,2 \mu$ . Les autres chromosomes ont des dimensions légèrement plus réduites, à savoir une longueur voisine de  $0,8 \mu$  et une épaisseur de l'ordre de  $0,6 \mu$ .

En vue latérale, la plaque équatoriale forme une bande rectiligne fortement chromatique d'une longueur de 6 à  $8 \mu$ .

b. *Calathea ornata* Koernicke :

Les plaques équatoriales somatiques de cette espèce ont déjà fait l'objet d'études antérieures. SHARMA et BHATTACHARYYA (1958) ont donné  $2n = 26$  après avoir remarqué également la présence de plaques à 24 et à 30 chromosomes. Pour notre part, nous avons dénombré 28 chromosomes, tous sous la forme de petits bâtonnets plus ou moins arqués, de  $0,3 \mu$  d'épaisseur. Parmi ceux-ci, il est possible de distinguer un couple de  $1,4 \mu$  de longueur légèrement plus épais que les autres, trois couples qui atteignent  $1,3 \mu$ , les autres ayant une longueur voisine de  $1 \mu$  (pl. XIV, fig. 4a).

Dans la zone méristématique corticale, il nous a été permis d'observer une plaque équatoriale formée de 14 chromosomes, située dans une petite cellule de section sensiblement carrée, de  $7 \mu$  de côté, alors que les cellules voisines contenant 28 chromosomes ont des dimensions de l'ordre de  $16 \mu$  sur  $10 \mu$ . La petite taille de la cellule, ainsi que la présence d'un seul nombre de couples chromosomiques énumérés ci-dessus, laissent à penser que nous sommes en présence d'une cellule haploïde (pl. XIV, fig. 4b).

Série *Rhizanthae* Eichler :

a. *Calathea Bachemiana* E. Morren :

Nous voyons, dans les plaques équatoriales de cette espèce, 26 chromosomes groupés autour du nucléole qui n'a pas normalement disparu à la fin de la prophase. Ils sont épais de  $0,3 \mu$  et tous légèrement arqués. Une paire se remarque par sa longueur plus grande, voisine de  $1,8 \mu$ , tandis que celle des autres est d'environ  $1 \mu$  (pl. XIV, fig. 5).

b. *Calathea Makoyana* E. Morren :

N'ayant pu observer la fleur de cette espèce, SCHUMANN n'en indique pas la place exacte à l'intérieur du genre *Calathea*. Toutefois il pense que cette espèce, qu'il nomme d'ailleurs *Maranta Makoyana*, possède des affinités avec le *C. varians* classé à côté du *C. Bachemiana* dans la série *Rhizanthae*.

VENKATASUBBAN (1946) a dénombré 26 chromosomes sur les plaques équatoriales somatiques du *C. Makoyana*. Chez cette espèce, étudiée ici sous le nom de *Maranta Makoyana*, nous avons retrouvé, comme VENKATASUBBAN, 26 chromosomes tous en forme de courts bâtonnets de  $0,7 \mu$  à  $0,9 \mu$  de long et dont l'épaisseur oscille entre  $0,4 \mu$  et  $0,5 \mu$  (pl. XIV, fig. 6).

SOUS-GENRE MICROCEPHALUM Benth.

*Calathea undulata* (Linden et André) Regel :

Malgré le grand nombre de métaphases observées, nous avançons avec quelques réserves le nombre  $2n = 22$  pour cette espèce. L'interprétation des plaques métaphasiques s'est, en effet, avérée difficile par suite d'un accollement des chromosomes et de la présence d'une ou de deux constriction chez les plus grands d'entre eux. Tous les chromosomes ont une épaisseur de  $0,4 \mu$ .

SOUS-GENRE INDÉTERMINÉ.

*Calathea musaica* Hort :

Cette espèce, cultivée depuis de nombreuses années dans les serres du Muséum, n'est pas citée par SCHUMANN. Ceci nous oblige à présenter les résultats caryologiques relatifs à cette espèce en dernier.

Les 28 chromosomes qui constituent son équipement diploïde se disposent en une plaque dont le diamètre ne dépasse pas  $8 \mu$ . Deux chromosomes atteignent  $1,3 \mu$ ; une paire ne dépasse pas  $0,5 \mu$ ; les autres sont de petits bâtonnets d'environ  $1 \mu$  de longueur, plus ou moins arqués. Certains d'entre eux possèdent une constriction médiane (zone apparaissant plus claire et correspondant sans doute à la position du centromère) (pl. XIV, fig. 7).

En vue latérale, la plaque métaphasique est droite. Fréquemment nous constatons qu'une paire de chromosomes a relevé l'une de ses extrémités vers les pôles fusoriaux, son autre extrémité restant située dans le plan équatorial. Parfois ces deux chromosomes se sont libérés et ont commencé leur ascension dans le fuseau achromatique. Ces observations expliquent le fait que nous ayons dénombré des plaques à 26 et à 27 chromosomes.

## Tribu II : Marantées Peters

### 1. GENRE MARANTA L.

SOUS-GENRE CALATHEASTRUM K. Schum.

a. *Maranta leuconeura* E. Morren var. *massangeana* E. Morren :

VENKATASUBBAN (1946) a compté 26 chromosomes sur les plaques métaphasiques somatiques de cette variété. Dans les cellules allongées et étroites ( $12 \mu$  sur  $5 \mu$ ) du méristème médullaire nous avons dénombré 52 chromosomes faiblement chromatiques, tous en forme de petits bâtonnets plus ou moins arqués (pl. XIV, fig. 8). Leur longueur est voisine de  $1 \mu$  et leur épaisseur de l'ordre de  $0,4 \mu$ . Nous sommes en présence d'une variété ou, plus précisément, d'une sous-variété tétraploïde. L'observation attentive des plaques permet de constater que les chromosomes se groupent le plus souvent par quatre, dessinant des « X », des losanges, des chaînes à quatre maillons... appelés « figures de tétraploïdie ». L'impossibilité de découvrir des dissemblances dans l'idiogramme nous permet de penser que nous sommes probablement en présence d'un autopolyploïde.

Nous rencontrons souvent, dans une même racine, des plaques comprenant 45, 48, 49, 50, 51 et même 53 chromosomes. Nous pensons que ces variations sont trop fréquentes et trop importantes pour être dues aux seules erreurs de dénombrement. A notre avis ces variations sont, pour la plupart, le résultat du comportement anormal de certains chromosomes. Les vues latérales de plaques chromosomiques renforcent cette hypothèse. Nous remarquons en effet, que certains chromosomes sont situés en dehors du plan plus ou moins ondulé de la plaque équatoriale. Souvent nous avons noté la présence de 1, de 2, 3 et même 4 chromosomes dans le fuseau achromatique. Ces anomalies s'observent avec une fréquence plus ou moins grande selon les racines étudiées, mais toujours suffisante pour écarter l'hypothèse de causes accidentelles, telle l'action du rasoir. Nous discuterons plus loin de ce phénomène.

b. *Maranta depressa* E. Morren :

Les 48 chromosomes dénombrés, tous faiblement chromatiques, se disposent généralement sur une plaque équatoriale de  $7 \mu$  de diamètre; ils ont une épaisseur inférieure à  $0,4 \mu$ . A l'intérieur de deux plaques particulièrement étalées, nous avons remarqué la présence de 2 chromosomes incurvés porteurs chacun d'un satellite; leur longueur totale est voisine de  $1,2 \mu$ . Les 46 autres sont tous de très courts bâtonnets dont la longueur est d'environ  $0,8 \mu$  (pl. XIV, fig. 9).

## 2. GENRE STROMANTHE Sond.

a. *Stromanthe Porteana* A. Gris :

Le *Stromanthe Porteana* pré-ente, dans les cellules en division de ses méristèmes radiculaires, 22 chromosomes (pl. XIV, fig. 10). Ceux-ci ont une épaisseur moyenne de  $0,4 \mu$  et sont de taille inégale, ce qui permet de les appairer comme suit :

- les deux plus longs (*a*) en forme de « V » ouverts, à bras égaux, atteignent  $2,4 \mu$  avec leur satellite quelquefois visible;
- les chromosomes *b* en forme de « J » ont une longueur voisine de  $2 \mu$ .
- les *c*, de même longueur que les précédents, sont nettement hétérobrachiaux;
- légèrement plus petits ( $1,8 \mu$ ), les *d* sont en « U »;
- le couple *e* ( $1,6 \mu$ ) présente une légère dissymétrie;
- les *f*, nettement plus petits ( $1,1 \mu$ ), sont fortement arqués;
- les chromosomes des cinq autres paires (*g, h, i, j, k*) ont la forme de bâtonnets dont la taille est voisine de  $1,2 \mu$ ;

h. *Stromanthe amabilis* Hort. :

En métaphase, nous avons dénombré 48 chromosomes (pl. XIV, fig. 11). Comme chez l'espèce précédemment étudiée, ceux-ci ont une épaisseur de l'ordre de  $0,4 \mu$  et leur longueur oscille entre  $2,5 \mu$  et  $1 \mu$ . Leur forme est comparable; nous avons, en effet, retrouvé des chromosomes en « V », en « J », en « U », ou simplement en bâtonnets plus ou moins arqués. Nous avons pu appairer les plus caractéristiques comme suit :

- les *a*, en « V » plus ou moins ouvert, légèrement hétérobrachiaux, sont les quatre plus longs; ils atteignent  $2,5 \mu$ ;
- les *b*, serpentiformes, avoisinent  $2,3 \mu$  de longueur;
- les *c*, en forme de « J » ne dépassent pas  $2 \mu$ ;

## 3. GENRE CTENANTHE Eichler

*Ctenanthe Lubbersiana* Eichler :

Chez le *Ctenanthe Lubbersiana*, les métaphases montrent 20 chromosomes, répartis en une petite plaque équatoriale dont les dimensions moyennes sont  $6 \mu$  sur  $4 \mu$  (pl. XIII, fig. 7).

Il est possible, grâce à des différences de longueurs et de formes entre les chromosomes d'en distinguer une paire *a*, en « V » ouvert, qui atteint  $1,5 \mu$  et dont l'un des bras est légèrement plus épais que l'autre, deux chromosomes droits, longs de  $1,2 \mu$  (*b*). Les autres chromosomes qui ont une longueur comprise entre  $0,8 \mu$  et  $1,2 \mu$  sont droits ou incurvés. Leur épaisseur est inférieure ou voisine de  $0,4 \mu$ .

## 4. GENRE ISCHNOSIPHON Koernicke

*Ischnosiphon bambusaceus* (Poepp. et Endl.) Koernicke :

Cette espèce est cultivée dans les serres du Muséum sous le nom de *Maranta bambusacea* D. Dietr.

La détermination du nombre de chromosomes somatiques, nous posa quelques difficultés. Nos premières lectures de plaques équatoriales nous laissaient supposer que le nombre diploïde était voisin de 36. Nous étions presque convaincus de la réalité de ce nombre lorsque nous découvrîmes une plaque composée de 42 chromosomes de taille sensiblement identique mais plus petits que les précédents. En continuant l'examen de nos préparations, nous en arrivâmes à la conclusion suivante : nous étions en présence d'une espèce possédant des « sticky » chromosomes. A la fin de notre travail

de recherche, nous étions en possession de 6 plaques correctement lisibles, réparties comme suit : une seule composée de 41 chromosomes, 3 de 42 et 2 de 43. Celles formées de 42 chromosomes permettent de lever l'incertitude et d'avancer pour cette espèce  $2n = 42$  (pl. XIII, fig. 8).

L'épaisseur de ces 42 chromosomes est de l'ordre de  $0,4 \mu$ . Tous en bâtonnet sensiblement droits, ils ont une longueur comprise entre  $0,6 \mu$  et  $1,2 \mu$ .

## B. ANAPHASE.

Chez toutes les Marantacées étudiées, ce stade présente un aspect classique : les chromosomes-fils montent vers les deux pôles fusoriaux en formant deux bandes à peu près parallèles et symétriques de part et d'autre du plan de l'équateur. Elles sont généralement à peu près rectilignes; cependant chez le *Maranta leuconeura* var. *massangeana* elles sont toujours ondulées, comme si elles n'avaient pas une place suffisante pour s'étaler normalement. Les chromosomes sont très tassés les uns contre les autres et ne peuvent être identifiés; seuls les bras des plus longs d'entre eux, traînant derrière ces bandes, paraissent distinctement.

Chez certaines espèces, un ou deux couples de chromosomes sont en retard sur les autres dans cette ascension, fréquemment chez le *Calathea ornata*, constamment chez le *C. Bachemiana*. Chez le *Maranta leuconeura* var. *massangeana*, dont le nombre des chromosomes n'est pas très constant, il arrive qu'un chromosome reste sur le plan équatorial.

Par contre, comme nous l'avons déjà signalé, chez le *Calathea musaica*, une paire de chromosomes quitte habituellement la plaque équatoriale avant les autres. Le *C. Bachemiana* est remarquable par la persistance du nucléole pendant l'anaphase. En effet, les vues latérales permettent d'observer l'étirement du nucléole de part et d'autre de la plaque équatoriale (pl. XV, fig. 5a). L'observation d'anaphases commençantes (pl. XV, fig. 5b) et celle d'anaphases avancées permet de dire que le nucléole ne se scinde pas en deux parties, mais qu'il se porte en entier à l'un des pôles fusoriaux où il disparaît avant l'arrivée des chromosomes.

## 2. Stades nucléaires.

Trois types de noyaux ont pu être reconnus, bien que leurs structures ne soient que peu différentes. Il s'agit toujours de noyaux disréticulés dont le réseau est assez bien visible chez le seul *Marantochloa cuspidata*, à peine discernable chez le *Phrynium capitatum*, les *Calathea Makoyana*, *C. undulata*, les *Maranta leuconeura* et *M. depressa*, les *Stromanthe Porteana* et *S. amabilis*, invisible chez les *Calathea virginialis*, *C. Lindeniana*, *C. ornata*, *C. Bachemiana*, *C. musaica*, le *Ctenanthe Lubbersiana* et l'*Ischnosiphon bambusaceus*.

Nous avons ainsi tous les termes de passage entre les noyaux semi-réticulés et aréticulés suivant la terminologie de C. DELAY. Pour les deux derniers types nucléaires, nous ne décrivons en détail que les *Phrynium capitatum* et *Calathea virginialis*, et ne signalerons pour les autres espèces que les différences caractéristiques observées.

### 1. Chez le MARANTOCHLOA CUSPIDATA

#### A. TÉLOPHASE.

Elle débute par la réapparition de la membrane nucléaire suivie de peu par celle d'un ou de deux nucléoles. A l'intérieur de ces noyaux, encore aplatis, les chromosomes qui se sont contractés pour former de petites sphères, deviennent de moins en moins colorés. Peu à peu leurs contours s'estompent et leur volume diminue tandis que l'enchyème prend une teinte de plus en plus rose, après la réaction nucléale de Feulgen, par suite de présence probable d'un fin réseau de chromatine. Durant ces transforma-

tions, les nucléoles ont fusionné en un seul plus volumineux qui repousse les petits chromocentres le long de la membrane nucléaire; le noyau simultanément a augmenté de volume, arrondissant sa forme qui est celle des noyaux interphasiques.

## B. INTERPHASE.

Ces noyaux, dans la zone méristématique, généralement à peu près sphériques, ont un diamètre qui ne dépasse guère 6  $\mu$ . On y observe un nucléole petit, ovoïde, de texture homogène, le plus souvent excentrique et entouré d'une importante zone périnucléolaire résultant de la fixation. Ce nucléole porte deux gros chromocentres dont les dimensions peuvent atteindre 1,5  $\mu$  de long et 1  $\mu$  de large. Bien que n'ayant pu observer la fusion de chromocentres au cours de la télophase, ces chromocentres nucléolaires semblent être de nature composée, comme on peut l'observer chez certaines autres espèces (pl. XV, fig. 1b).

Dans le caryoplasme, toujours teinté en rose, se trouve une dizaine de petites masses chromocentriques, peu chromatiques, aux contours mal délimités, se prolongeant par de fins filaments, nets, dont les extrémités semblent se perdre dans le suc nucléaire. Six ou sept chromocentres plus intensément Feulgen-positif que les précédents sont appliqués le long de la membrane nucléaire.

La description de ce noyau permet de dire que nous nous trouvons, chez le *Marantochloa cuspidata*, en présence d'une structure semi-réticulée à chromocentres dont certains peuvent être collectifs.

## C. PROPHASE.

Le début de ce stade est marqué par une augmentation de taille du noyau et du nucléole. Les chromocentres deviennent plus chromatiques, plus nets et augmentent également de volume, en raison, semble-t-il, d'un début de spiralisation que subissent les filaments. Rapidement les chromocentres paraissent prolongés à l'une de leurs extrémités par une sorte d'appendice, peu chromatique, dont l'extrémité semble attirée par le nucléole. Ils ont alors la forme caractéristique de « têtards ». Leur longueur n'excède pas 2  $\mu$  (pl. XV, fig. 1a).

A ce stade le noyau a une forme ovoïde et son grand axe atteint 10  $\mu$ . Puis les divers éléments chromosomiques tendent à se raccourcir progressivement et à s'épaissir. Ils prennent peu à peu leur forme définitive pendant que leur chromatocité s'uniformise.

En fin de prophase ce sont déjà des chromosomes qui se groupent près du nucléole. Celui-ci va s'estomper subitement peu de temps après la disparition de la membrane nucléaire.

## 2. Chez le PHRYNIUM CAPITATUM

### A. TÉLOPHASE.

Elle débute par la réapparition de la membrane nucléaire suivie de peu par celle d'un, de deux ou trois nucléoles. À l'intérieur de ces noyaux encore aplatis des transformations structurales s'effectuent. Les chromosomes qui se sont contractés voient leur chromatocité diminuer, leurs contours s'estomper tandis que l'enchylème prend une teinte de plus en plus rose, après la réaction nucléale de Feulgen, par suite de la présence probable d'un fin réseau de chromatine, comme nous en discuterons plus loin. Durant ces transformations, les nucléoles ont fusionné en un seul plus volumineux qui repousse les petits chromocentres le long de la membrane nucléaire et le noyau a augmenté de volume, arrondissant sa forme qui tend à prendre l'aspect observé en interphase.

### B. INTERPHASE.

Les noyaux interphasiques de la zone méristématique ont généralement une forme sphérique et leur diamètre atteint couramment 10  $\mu$  (pl. XVI, fig. 5). Nous

y observons la présence d'un assez gros nucléole sphérique, de texture homogène, le plus souvent centrique, entouré d'une importante zone périnucléolaire résultant de la fixation. Ce nucléole porte fréquemment une dizaine de petits chromocentres et plus rarement 2, 3 ou 4 gros qui semblent être de nature composée, cela par analogie avec les phénomènes observés chez les espèces décrites ci-après.

Dans le caryoplasme, toujours teinté en rose, se trouvent une vingtaine de petites masses chromocentriques, aux contours mal délimités, certaines se prolongeant par de fins filaments dont les extrémités semblent se perdre dans la caryolymphe. Quelques chromocentres sont appliqués le long de la membrane nucléaire.

La description de ce noyau nous permet de dire que nous nous trouvons, chez le *Phrynum capitatum*, en présence d'une structure presque aréolulée à chromocentres dont certains peuvent être collectifs.

### C. PROPHASE.

Le début de la prophase est marqué par une augmentation de taille du noyau et du nucléole. Rapidement les chromocentres apparaissent prolongés à l'une de leurs extrémités par un filament peu chromatique dont la largeur peut atteindre 5  $\mu$ .

A ce stade le noyau qui est resté sphérique possède un diamètre de 16  $\mu$  (zone méristématique corticale). Peu à peu, les divers éléments chromosomiques tendent à se raccourcir et à s'épaissir. Leur forme se régularise; leur chromatocité s'uniformise.

En fin de prophase, ce sont déjà des chromosomes qui se groupent près du nucléole. Ce dernier va s'estomper subitement peu de temps après la disparition de la membrane nucléaire.

Voyons maintenant s'il existe des variations par rapport à ce type de structure nucléaire et à ce déroulement de la mitose.

Chez le *Calathea Makoyana* et *C. undulata*, la structure nucléaire est caractérisée par la présence de quelques mailles formant un réticulum fort léger, mais plus net que chez l'espèce précédente dans les noyaux quiescents, alors que dans les noyaux interphasiques ce réseau n'est pas décelable; en effet, chez le *C. Makoyana*, les chromosomes interphasiques (pl. XV, fig. 6a) sont de deux types : les plus petits sont prolongés à leurs extrémités par des filaments chromatiques qui semblent trop courts pour relier les chromocentres entre eux et les plus gros, dessinant des plaques chromatiques plus ou moins irrégulières, n'en possèdent pas. Chez le *C. undulata* il n'existe qu'une dizaine de petits chromocentres, la plupart aplatis contre la membrane nucléaire tandis que deux ou quatre s'appuient sur le nucléole (pl. XVI, fig. 1a). Chez cette espèce, on voit apparaître, au cours de la prophase des masses chromatiques, qui vont donner des chromosomes, sans liaison directe avec les chromocentres présents (pl. XVI, fig. 1b); ce phénomène se retrouve plus nettement chez le *Maranta leuconeura* var. *massangeana*, qui ne possède lui aussi dans ses noyaux interphasiques que 7 à 9 chromocentres aplatis le long de la membrane autour d'un nucléole volumineux résultant de la fusion des quatre nucléoles apparus à la télophase; la caryolymphe est teinte en rose après la réaction de Feulgen. Dans les noyaux quiescents de la coiffe on observe au contraire dans l'enchylème rose une vingtaine de petits chromocentres aux contours incertains dont certains sont reliés par un fin filament chromatique tandis que deux chromocentres collectifs paraissent portés par le nucléole.

Chez ces deux espèces, les phénomènes prophasiques semblent appuyer l'hypothèse de l'existence d'un réseau aux mailles très fines, invisibles au microscope photomicroscopique, mais présent dans l'enchylème des noyaux interphasiques. En effet, dès le début de la prophase, de longues traînées chromatiques apparaissent et sont trop fréquentes pour être considérées comme un artefact; simultanément, le nombre des chromocentres augmente rapidement, passant d'une dizaine à 25, 30, 36. Si certains d'entre eux ont des contours peu nets, bien qu'ils soient toujours visibles sans ambiguïté, la dizaine

de chromocentres interphasiques, bien caractérisés, maintenant un peu plus importants, sont plus foncés (pl. XVI, fig. 3c). En fin de prophase, dans le noyau ovoïde, très gros, au caryoplasme incolore, on observe une quarantaine de chromocentres effilés à l'une ou à leurs deux extrémités.

Chez le *Stromanthe Porteana*, en interphase, on observe une douzaine de chromocentres, plus ou moins gros, aux contours souvent irréguliers, baignant dans un enchylème rose; certains d'entre eux sont prolongés par un court filament qui semble se perdre dans la caryolymphe (pl. XVI, fig. 4a). Le nucléole plus ou moins excentrique possède en son sein deux corps sphériques fortement réfringents. En plus des chromocentres nucléolaires, qui sont ici petits et dont la forme rappelle celle d'une virgule, il porte deux granulations chromatiques punctiformes représentant probablement les satellites des chromosomes  $\alpha$ , comme nous en discuterons plus loin. Les chromocentres, au cours de la prophase, semblent prolongés par un filament relativement épais, peu coloré, long de 4  $\mu$ . Les satellites portés par le nucléole augmentent de volume et semblent se rapprocher de deux filaments particuliers (pl. XVI, fig. 4b). Puis les filaments chromocentriques se raccourcissent tout en devenant plus chromatiques, ce sont presque des chromosomes qui se rapprochent du nucléole. A ce moment la membrane nucléaire a disparu. Le nucléole se résorbe, laissant les chromosomes intimement mêlés. Au début de la métaphase, cette masse chromosomique se relâche et s'aplatit sur le plan équatorial.

Chez le *S. amabilis* le noyau interphasique a une structure comparable à celle de l'espèce précédente, mais les chromocentres sont en nombre plus élevés (20 à 30) et le nucléole, qui est homogène, ne porte pas de granulations chromatiques punctiformes.

### 3. Chez le CALATHEA VIRGINALIS

#### A. TÉLOPHASE-INTERPHASE.

Après le dépôt de la membrane nucléaire, les noyaux-fils sont envahis de granules d'un rouge lumineux qui empêchent de voir réapparaître le nucléole. Peu à peu, ceux-ci se groupent près de la membrane nucléaire où ils commencent à s'associer.

Le noyau interphasique possède une douzaine de chromocentres collectifs fortement chromatiques dont les plus gros atteignent 2  $\mu$  de long. Ils apparaissent toujours clivés. Certains chromocentres possèdent un léger étranglement qui apporte la preuve d'une union encore récente. Tous ces chromocentres, ainsi que le petit nucléole, entouré d'une zone périnucléolaire peu visible et portant 2 chromocentres aussi gros que lui, baignent dans un enchylème rose pâle après la réaction nucléale de Feulgen (pl. XV, fig. 2a).

#### B. NOYAUX QUIESCENTS.

Bien que possédant le même type de structure, les noyaux quiescents de la coiffe présentent quelques différences qu'il nous faut signaler. Tout d'abord, l'enchylème est plus coloré que dans les noyaux interphasiques. En second lieu, la plupart des chromocentres ont une forme sphérique. Leur clivage est aussi net que chez ceux des noyaux interphasiques. Par contre, la jonction observable de chromocentres y est moins fréquente.

Étant donné que nous n'avons pu observer, avec nos moyens optiques de détection, la présence d'un réseau chromatique, nous pouvons parler, à propos du *C. virginialis*, de noyaux aréticulés à chromocentres collectifs.

#### C. PROPHASE.

Au début de cette phase, les chromocentres collectifs s'épaississent, puis s'étirent (pl. XV, fig. 2b) pour enfin se résoudre en 2 ou 3 masses chromatiques d'égale grosseur

(pl. XV, fig. 2c). Le noyau qui est resté de forme sphérique a augmenté de volume; son enchylème a pâli. 22 à 24 chromocentres sont alors dénombrables; 3 ou 4 sont plus gros que les autres.

La fin de prophase se passe, pour eux, à acquérir insensiblement la forme définitive que nous avons observée en métaphase. La membrane nucléaire disparaît. Les chromosomes se rapprochent du nucléole encore présent (pl. XV, fig. 2d). Après sa disparition, il reste, au centre de la cellule, une masse chromosomique plus ou moins dense. Très rapidement la plaque équatoriale s'organise.

Chez les *C. Lindeniana*, *C. ornata*, *C. Bachemiana*, *C. musaica*, on trouve une structure nucléaire comparable, que l'on peut qualifier d'aréticulée à chromocentres collectifs. Elles ne diffèrent les unes des autres que par des points de détail.

Les noyaux interphasiques du *C. Lindeniana* présente une dizaine de chromocentres pariétaux plus ou moins volumineux résultant de la fusion de deux, trois ou même quatre petits (pl. XV, fig. 3a). Ces masses fortement chromatiques forment une sorte d'anneau périphérique. Dans l'enchylème fortement teinté en rose baigne un petit nucléole d'aspect homogène, excentrique, qui porte deux gros chromocentres dont les dimensions peuvent atteindre 1  $\mu$  sur 2  $\mu$ . Chez cette espèce les noyaux quiescents de la zone située entre la zone méristématique et la coiffe, pris ici comme exemple, possèdent un enchylème plus pâle que celui des noyaux interphasiques. Le nucléole porte 2 chromocentres punctiformes. Les chromocentres périnucléaires ont des aspects divers. Leur forme peut aller de celle d'une petite sphère à celle d'une grosse motte aux contours irréguliers. Dans certains noyaux, les chromocentres s'accolent et forment des bandes chromatiques barrant à demi le noyau.

Les remaniements prophasiques sont peu importants du fait des faibles différences qui existent entre la morphologie des chromosomes et celle des chromocentres. Elle commence par une fragmentation des gros chromocentres en 2, 3 ou 4 parties ovoïdes d'égale grosseur. Les chromocentres nucléolaires s'étirent; bientôt les deux chromocentres-fils ne sont plus reliés entre eux que par un pont de chromatine (pl. XV, fig. 3b).

Le *C. ornata* possède des noyaux analogues (pl. XV, fig. 4a), mais les chromocentres nucléolaires chez lui semblent reliés au nucléole par de fins prolongements chromatiques et les chromocentres périnucléaires de forme ovoïde, paraissent mieux individualisés que ceux du *C. Lindeniana*. Ces chromocentres, au cours de la prophase sont prolongés par des filaments importants qui peuvent atteindre 1,5  $\mu$  (pl. XV, fig. 4b).

Il existe chez le *C. Bachemiana* une prémétaphase qui lui est propre : le nucléole persiste, nous avons vu qu'il dure jusqu'à l'anaphase, alors qu'il n'y a plus de membrane nucléaire; il est entouré de chromosomes trapus.

Dans les noyaux interphasiques du *C. musaica* les chromocentres, plus petits, habituellement isolés, sont au nombre d'une quinzaine. Toutefois 4 ou 5 d'entre eux s'unissent parfois pour former deux chromocentres collectifs qui paraissent portés par le nucléole (pl. XVI, fig. 2a). L'un de ceux-ci, au cours de la prophase, peut prendre, lors de sa fragmentation une forme plus ou moins compliquée rappelant celle d'une « étoile » (pl. XVI, fig. 2b).

On retrouve ces deux chromocentres collectifs accolés au nucléole chez le *Ctenanthe Lubbersiana*, mais ils sont de taille inégale (pl. XVI, fig. 6a). Le plus gros apparaît nettement clivé et semble relié au nucléole par un prolongement chromatique, tout à fait comparable à celui observé chez le *Calathea ornata*. Les autres stades de la mitose, spécialement la prophase (pl. XVI, fig. 6b) correspondent à cette structure nucléaire aréticulée chromocentrique.

L'*Ichnosiphon bambusaceus* possède lui aussi des noyaux interphasiques (pl. XVI, fig. 7) et quiescents appartenant à ce type.

## DISCUSSION DES RÉSULTATS

## 1. La structure nucléaire.

An cours de notre étude, qui a porté sur quinze espèces de Marantacées, nous avons observé des noyaux disréticulés à chromocentres qui peuvent être répartis entre les types suivants :

- des noyaux semi-réticulés avec chromocentres chez le *Marantochloa cuspidata* ;
- des noyaux presque aréticulés avec chromocentres chez les *Phrynium capitatum*, *Calathea Makoyana*, *C. undulata*, *Maranta leuconeura*, *M. depressa*, *Stromanthe Porteana* et *S. amabilis* ;
- des noyaux aréticulés avec chromocentres chez les *Calathea virginialis*, *C. Lindeniana*, *C. ornata*, *C. Bachemiana*, *C. musaica*, *Ctenanthe Lubbersiana* et *Ischnosiphon bambusaceus*.

Il est donc possible de dire que le type de structure nucléaire le plus fréquemment rencontré, à l'intérieur de cette famille, est proche du type aréticulé à chromocentres. Cette structure est donc tout à fait voisine de celle décrite par C. DELAY en 1948. Toutefois, nous préférons substituer au terme d'euchromocentre employé par DELAY celui, plus général de chromocentre pour les raisons que nous allons exposer.

## a. LE RÉTICULUM CHROMATIQUE.

Parmi ces espèces, considérées par C. DELAY comme possédant des noyaux aréticulés, nous avons cherché à démontrer que certains d'entre eux n'étaient pas toujours franchement aréticulés mais bien plutôt extrêmement peu réticulés. C'est le cas notamment des *Phrynium capitatum*, *Calathea Makoyana*, *C. undulata*, *Maranta leuconeura*, *M. depressa*, *Stromanthe Porteana* et *S. amabilis* où nous avons pu observer, dans les noyaux quiescents de la coiffe et parfois dans les noyaux interphasiques (*Phrynium capitatum*, *Calathea Makoyana*, *Stromanthe Porteana*, et *S. amabilis*), quelques filaments très fins, peu chromatiques, plus ou moins en relation avec les chromocentres, mis en évidence par la réaction nucléale de Feulgen.

Nous avons de plus constaté, chez certaines espèces, et tout particulièrement chez les *Maranta leuconeura* et *M. depressa*, l'apparition, au début de la prophase, de masses chromatiques, sans liaison directe avec les chromocentres préexistants. Ces masses semblent résulter, comme nous l'avons déjà mentionné, d'un début de spiralisation de certaines mailles d'un réseau invisible au microscope optique mais présent dans l'enchylème qui possède une coloration rose pâle.

Ces observations mettent l'accent sur quelques problèmes particuliers tels que :

- la difficulté qu'éprouvent les caryologistes pour ranger certaines espèces, dans l'un des trois types principaux de structure nucléaire à savoir : le type aréticulé semi-réticulé, ou réticulé. C'est le cas du *Maranta leuconeura* qu'on aura tendance à classer, selon qu'on s'adressera à ses noyaux interphasiques ou à ses noyaux quiescents, tantôt dans le type aréticulé, tantôt dans le type semi-réticulé ;
- l'obligation de créer des sous-types, véritables termes de passage entre les structures nucléaires principales, comme l'ont déjà fait entre autres, EICHORN, DELAY et DANGEARD. Ce dernier distingue d'ailleurs :
  - des noyaux presque homogènes sans chromocentres ;
  - des noyaux presque homogènes avec quelques chromocentres où nous pourrions ranger des espèces telles que le *M. leuconeura* ;
  - des noyaux se rattachant plus ou moins au type euchromocentrique ;
- la possibilité de l'existence d'un réseau mélangé à l'enchylème ; éventualité que nous allons discuter dans le paragraphe suivant.

## b. LA STRUCTURE NUCLÉAIRE ET L'ENCHYLÈME.

Après la réaction nucléale de Feulgen, l'enchylème des noyaux interphasiques apparaît coloré en rose. Cette réaction s'est avérée plus intense dans les cellules en voie de dégénérescence des parties externes de la coiffe et moins prononcée dans les cellules différenciées du parenchyme radulaire. Ces observations concordent avec celles de DELAY et d'autres caryologistes qui signalent ce phénomène.

Cette coloration prouve la présence de chromatine dans le caryoplasme. Mais sous quelle forme s'y trouve-t-elle? Est-elle simplement diluée dans le suc nucléaire, ou forme-t-elle, comme DANGEARD (1937-1942) en émet et soutient la possibilité, un réseau aux mailles si fines qu'elles en deviennent invisibles avec nos moyens optiques de détection?

Du fait :

— que d'une part, il n'existe aucune différence fondamentale entre les noyaux possédant un réticulum (par exemple : *Marantochloa cuspidata*) et les noyaux arétilculés chromocentriques (par exemple : *Calathea virginalis*) puisqu'il existe des types nucléaires intermédiaires (par exemple : *Stromanthe Porteana*) et que les deux structures coexistent chez une même espèce (*Maranta leuconeura*, *M. depressa*);

— que d'autre part, nous avons observé l'apparition de masses chromatiques dans l'enchylème, dans les débuts de prophase de certaines espèces (*M. leuconeura*);

— et qu'enfin, chez tous, les chromosomes ont la même structure, nous nous rangerons à l'avis de DANGEARD, imitant, par là, la plupart des caryologistes actuels.

C'est pourquoi, nous dirons que les Marantacées possèdent, elles aussi, des noyaux disréticulés du groupe B, c'est-à-dire possédant moins de chromocentres que de chromosomes.

## c. LES CHROMOCENTRES.

Dans l'ensemble des espèces étudiées, nous constatons que les noyaux interphasiques et quiescents renferment des chromocentres. Leur nombre est le plus souvent voisin du nombre haploïde de chromosomes, il lui est parfois légèrement supérieur sans jamais égaler toutefois le nombre des chromosomes.

La taille de ces chromocentres, diverse dans une même espèce, peut atteindre  $2\ \mu$  chez les *Calathea virginalis* et *C. Lindeniana* et descendre à  $0,2\ \mu$  chez le *Marantochloa cuspidata*, le *Maranta leuconeura*, le *Stromanthe Porteana*. A côté de cette variation de taille dans des proportions de 1 à 10, nous remarquons des variations de forme. Celle-ci peut être soit sphérique, soit ovoïde, soit encore celle d'une motte aux contours plus ou moins réguliers, prolongée ou non par un ou deux filaments peu chromatiques. La plupart des chromocentres ont une position périphérique.

Chez toutes ces espèces, on distingue au voisinage du nucléole, soit à l'interphase, soit dans les noyaux quiescents, deux volumineux chromocentres dont il est difficile de dire s'ils sont placés à côté du nucléole ou fixé sur ce dernier. Certaines images, observées notamment chez le *Calathea ornata* (pl. XV, fig. 4a) et le *Ctenanthe Lubbersiana* (pl. XVI, fig. 6a et b), tendent à prouver qu'ils adhèrent au nucléole comme l'a décrit DANGEARD (1941-1942) chez plusieurs espèces à chromocentres collectifs.

De nos observations des noyaux interphasiques, quiescents et prophasiques, il résulte que les chromocentres les plus volumineux sont formés par l'union de deux ou même de trois petits chromocentres. Ces résultats sont, à un détail près, en accord avec ceux énoncés par C. DELAY qui, en 1948, écrit : « Pendant l'interphase certains (euchromocentres) peuvent s'unir deux à deux pour former des chromocentres collectifs compacts beaucoup plus volumineux que les simples euchromocentres ». Cette union de chromocentres s'observant même chez les espèces possédant un léger réticulum tel que *Marantochloa cuspidata*, il nous semble préférable de remplacer le terme de « euchromocentres » par celui plus général de « chromocentres ».

## 2. Les chromosomes. Leurs rapports avec la structure nucléaire.

Dans l'ensemble, les Marantacées étudiées ont des chromosomes somatiques petits. Leur longueur est généralement voisine de  $1 \mu$ ; les plus grands atteignent  $2,5 \mu$ ; les plus petits ayant une longueur inférieure au micron ( $0,5 \mu$ ). Chez la majorité des espèces, l'épaisseur varie entre  $0,3$  et  $0,4 \mu$ . Elle atteint  $0,6 \mu$  chez le *Calathea Lindeniana* et  $0,8 \mu$  chez le *Calathea virginialis*. Leur aspect, qui est celui de bâtonnets plus ou moins arqués, évolue vers une forme presque globuleuse chez les deux dernières espèces citées. Du fait, le plus souvent, d'un manque de diversité dans la longueur et l'apparence des chromosomes il a été impossible de construire les idiogrammes caractéristiques de chaque espèce, idiogrammes qui permettraient de classer les différents types de chromosomes et de savoir si l'on a affaire à une espèce polyploïde.

Fréquemment la chromatique de ces chromosomes est faible. Cette caractéristique, alliée à leur faible longueur, empêche de localiser, le plus souvent, la région centromérique.

C. DELAY affirme, à la suite de nombreuses observations qu'il existe une relation entre la structure nucléaire et la taille des chromosomes. Elle énonce que les noyaux semi-réticulés et aréticulés à euchromocentres se rencontrent chez les espèces à chromosomes courts, c'est-à-dire ceux dont la longueur est inférieure à  $3 \mu$ . Nos observations sont en accord complet avec cette « règle », puisque tous les chromosomes observés ont une longueur inférieure à  $2,5 \mu$  et que la structure nucléaire est, pour la majorité des espèces, voisine du type aréticulé. Remarquons que l'épaisseur des chromosomes semble influencer la grosseur des chromocentres. Cette hypothèse repose sur le fait que le *Calathea virginialis* et le *C. Lindeniana*, qui possèdent les chromosomes les plus épais ( $0,8 \mu$  et  $0,6 \mu$ ), ont, dans leurs noyaux interphasiques et quiescents, de gros chromocentres collectifs, dont l'épaisseur atteint parfois  $0,8 \mu$ .

Notons également que l'augmentation du nombre des chromosomes ne se traduit pas toujours, chez les espèces à noyaux aréticulés, par une augmentation du nombre des chromocentres, puisque, chez le *Maranta leuconeura*, qui possède 52 chromosomes, le nombre des chromocentres ne dépasse pas une douzaine, comme chez les espèces où  $2n = 26$ . Il apparaît donc, comme l'a remarqué DELAY, que d'autres phénomènes, en particulier la nature et la profondeur des phénomènes catachromasiques, interfèrent avec la taille et le nombre des chromosomes dans l'établissement de la structure nucléaire.

## 3. La mitose.

Nous ne reviendrons pas sur les diverses phases du déroulement mitotique, celles-ci ayant été étudiées en détail chez plusieurs espèces. Nous allons seulement, ici, faire quelques remarques ou tirer quelques conclusions d'ordre général.

Un seul nucléole, le plus souvent homogène, est présent dans les noyaux interphasiques, quiescents et prophasiques des différentes espèces étudiées. Lorsque plusieurs nucléoles sont visibles en télophase, ceux-ci fusionnent précocement. Ces observations rejoignent celles que C. DELAY a effectuées chez différentes espèces à noyaux aréticulés. Ce nucléole disparaît généralement en fin de prophase, persistant jusqu'à l'anaphase chez une seule espèce : le *Calathea Bachemiana*. Cette persistance est-elle caractéristique de l'espèce, ou bien seulement due à des conditions particulières de milieu? Les observations de matériel prélevé sur des plantes se développant dans la nature permettraient d'apporter une réponse.

Les plaques métaphasiques somatiques des méristèmes radiculaires sont, selon les espèces, plus ou moins difficiles à lire. Si les plaques équatoriales que forment les chromosomes globuleux sont de lecture facile, il n'en est pas de même de celles composées de courts bâtonnets, en raison de la petitesse des chromosomes, de leur faible

chromaticité et de la compacité des plaques. Ces caractères sont particulièrement accentués chez le *Maranta depressa*. De plus nous avons constaté, chez certaines espèces (*Calathea undulata* et *Ischnosiphon bambusaceus*), la présence de chromosomes « collants » caractérisés par le fait que plusieurs d'entre eux restent adhérents l'un à l'autre. Nous ne pouvons pas dire si cette anomalie — signalée à propos d'autres familles — est naturelle ou dépend de la fixation. Toutefois, il ne semble pas que le froid soit ici la cause de la présence de ces « sticky » chromosomes comme l'ont admis de nombreux caryologistes, toutes les fixations réalisées, en vue de ce travail, ayant été effectuées par un mois de mai particulièrement chaud. Peut-être s'agit-il d'un phénomène analogue à celui qui a été observé chez le Maïs, à la suite d'une mutation?

Chez la plupart des espèces étudiées, on note, à l'anaphase, la présence de un ou deux couples de chromosomes retardataires. La fréquence avec laquelle on observe ces images nous indique combien l'expression « figures anormales de mitose » paraît excessive.

Nous avons observé, chez certaines espèces, des anomalies mitotiques qui ont entraîné des variations dans l'estimation des nombres chromosomiques. Nous discuterons de ce phénomène dans un prochain paragraphe.

#### LA MITOSE CHEZ LE STROMANTHE PORTEANA.

Après le traitement des coupes selon la méthode de Feulgen, deux petits granules d'un rouge sombre sont visibles sur le nucléole des noyaux interphasiques, comme s'ils y étaient accolés. Ils ne semblent reliés à aucun des chromocentres, pas plus à ceux situés près du nucléole qu'à ceux disposés le long de la membrane nucléaire. Pendant la prophase, ils augmentent de taille comme le font les chromocentres présents dans l'enchylème et semblent se rapprocher préférentiellement de deux d'entre eux.

La question qui se pose alors est la suivante : ces granules sont-ils les satellites observables à la métaphase? Bien que cela nous paraisse vraisemblable, nous ne pourrions être affirmatif. En effet, on peut envisager que, selon le degré de désérialisation qui affecte le chromosome à satellite, ce dernier sera visible ou non durant l'interphase. Si ce degré est relativement faible, comme dans le cas du *Stromanthe*, le corps du chromosome donnera un chromocentre plus ou moins volumineux, son satellite à l'aspect punctiforme restera visible, le filament à peine discernable en métaphase disparaissant complètement. Si la désérialisation est plus poussée, le satellite n'est plus visible à l'interphase. Il n'apparaît qu'en fin de prophase quand la sérialisation des chromonèmes est relativement importante (cas de certains *Ribes* observés par J. L. HAMEL).

Dans un cas tel celui du *Stromanthe*, chaque satellite ne serait pas libre dans l'enchylème, mais serait relié par un très fin et très long filament (ancien filament chromatique reliant le corps du chromosome à son satellite, désérialisé) à un chromocentre. Ce filament constituerait alors une partie du réseau dont nous avons indiqué la présence, mélangé à l'enchylème.

Si les phénomènes se passent comme nous l'avons décrit ci-dessus, une question se pose immédiatement : pourquoi les satellites apparaissent-ils comme accolés au nucléole pendant l'interphase? C'est probablement cette dernière question, à laquelle nous ne pouvons répondre ici, qui a fait émettre à certains caryologistes l'hypothèse du rôle nucléolo-formateur des chromosomes munis de satellites.

#### 4. Les variations du nombre des chromosomes.

La constance du nombre des chromosomes a été posée comme un postulat de la génétique. Il faut dire que les dénombrements effectués dans les méristèmes radicaux et apicaux vérifient généralement cette assertion. Cependant, on constate, à mesure que le nombre des observations grandit, que des variations du nombre des chromosomes peuvent se produire, et cela, non seulement chez la même espèce mais aussi dans la même plante.

Examinons, chez les Marantacées, les différents cas où des variations peuvent être observées :

#### A. DANS LA MÊME PLANTE.

##### a. *La polysomatie* :

VENKATASUBBAN (1946) constate fréquemment, dans les cellules du périlème du *Maranta nitida picta*, pour lequel  $2n = 8$ , la présence de 16 chromosomes. On nomme polysomatie cette polyploïdie de certaines cellules à l'intérieur d'un même organisme.

Cette tétraploïdie peut résulter soit :

— d'une endomitose, qui consiste en une division des chromosomes sans disparition de la membrane nucléaire;

— d'une mitose abortive : dans ce cas, lors de la reconstitution de la membrane nucléaire, à la télophase, les chromosomes-fils sont inclus dans le même volume nucléaire.

Nous n'avons pas observé de cellules polyploïdes à l'intérieur d'un même individu. Nous avons seulement relevé, chez le *Calathea ornata*, une anomalie mitotique qui a abouti à la formation d'une cellule à nombre haploïde de chromosomes.

##### b. *L'Aneusomatie* :

L'aneusomatie est la variation de cellule à cellule du nombre des chromosomes.

Nous avons observé, chez le *Maranta leuconeura*, la présence de plaques équatoriales formées de 45, 48, 49, 50, 53 chromosomes à côté d'autres, plus fréquemment rencontrées, qui en comprenaient 52. Ces faits viennent à l'appui des observations de SHARMA et BHATTACHARYYA qui éprouvent (1958) quelques difficultés à donner, pour certaines espèces, le nombre diploïde de chromosomes. Ils indiquent que, dans ce cas, le nombre le plus fréquemment rencontré peut subir des variations comprises entre deux limites extrêmes distantes de deux, trois ou quatre unités, parfois plus.

Dans ce dernier cas, on peut expliquer cette anomalie en admettant que les deux chromatides-filles restent associées pendant un temps assez long, par leur région chromatérique, si bien qu'elles passent dans le même lot de chromosomes.

Dans le cas du *M. leuconeura*, nous avons noté le comportement anormal de certains chromosomes qui se disposent dans un plan différent de celui de la plaque équatoriale. Il n'est pas impossible, d'ailleurs, que ce phénomène se régularise au cours de l'anaphase, mais aucune observation ne permet de l'affirmer.

#### B. DANS LA MÊME ESPÈCE :

##### a. *La polyploïdie.*

Dans la plupart des familles végétales on constate la présence de polyploïdes, c'est-à-dire d'individus possédant des chromosomes dont le nombre est un multiple, supérieur à deux d'un nombre de base  $x$ .

Il n'y a donc là rien d'exceptionnel à avoir dénombré, chez le *Maranta leuconeura*, var. *massangeana*, 52 chromosomes, alors que VENKATASUBBAN, chez cette même variété, en a compté 26. Nous sommes ici en présence de deux sous-variétés ou de deux formes d'une même variété dont l'une est polyploïde par rapport à l'autre.

La présence de deux chromosomes à satellite chez le *Maranta depressa*, pour lequel nous avons déterminé  $2n = 48$ , nous permet d'envisager cette espèce comme un amphidiploïde résultant du croisement d'une espèce diploïde, pourvue de chromosomes à satellite, et d'une espèce qui n'en posséderait pas.

Ce qui est plus remarquable, c'est de constater à la lecture de la liste des nombres chromosomiques, présentée plus loin, la présence de plusieurs organismes triploïdes

5, répartis dans quatre genres; GORENFLOT écrivait à leur sujet : « ... la fertilité assez faible de la grande majorité des autopolyploïdes et plus spécialement des périssoploïdes tend à les faire disparaître. » Il précise encore « ... Ne peuvent subsister que les espèces pourvues d'organes assurant la multiplication végétative ». Nous savions que ces plantes se reproduisaient surtout par voie végétative, mais la présence de ces triploïdes nous montre quelle part importante ce phénomène tient aussi bien dans le maintien que dans la création des diverses espèces ou variétés composant cette famille.

#### b. L'aneuploïdie :

L'aneuploïdie est définie comme l'adjonction (ou le départ) d'un ou de plusieurs chromosomes à un stock diploïde de chromosomes. La formule chromosomique d'un organisme aneuploïde peut alors prendre l'une des formes suivantes :  $2n + 1$ ,  $2n + 2$ ,  $2n - 1$ ,  $2n - 2$ .

Chez le *Calathea zebrina*, nous remarquons que SATO et VENKATASUBBAN ont compté 26 chromosomes, que le même VENKATASUBBAN en a trouvé 24 chez un autre individu, et que SHARMA et BHATTACHARYYA en ont compté 22. Pour notre part, nous avons trouvé 28 chromosomes chez le *Calathea ornata*, alors que SHARMA et BHATTACHARYYA ont indiqué  $2n = 26$ .

Il est difficile de dire si ces variations sont dues à des phénomènes d'aneuploïdie ou si elles résultent d'erreurs d'interprétation des plaques métaphasiques ou dans la détermination de la plante ou bien encore d'individus anormaux qui se maintiennent grâce à leur multiplication végétative.

Pourtant il semble que, alliée à la polyploïdie, l'aneuploïdie joue un rôle dans la création de races locales. En effet, SATO (1948) dénombre 8 chromosomes chez le *Calathea Veitchiana* alors que, deux ans plus tôt, VENKATASUBBAN en compte 26. Ce nombre peut être décomposé comme suit :  $2n = [8 + (4 + 1)] \times 2 = 26$ .

Il serait intéressant de pouvoir comparer morphologiquement ces deux races car, en général, l'aneuploïdie, qui apporte une perturbation dans l'équipement chromosomique de la plante, retentit sur le phénotype. Si quelques différences étaient découvertes, ne pourrait-on faire de ces deux races deux espèces distinctes ?

#### 5. Liste des nombres chromosomiques.

	$n$	$2n$
TRIBU DES PHRYNIÉES.		
<i>Calathea Bachemiana</i> E. Morr.	26	GUILLEMET (1966).
<i>C. grandiflora</i> Donn.	24	VENKATASUBBAN (1946).
<i>C. insignis</i> Peters.	22	SATO (1948).
<i>C. leopardina</i> Regel.	8	SHARMA ET BHATTACHARYYA (1958).
<i>C. Lietzei</i> E. Morr.	24-26	VENKATASUBBAN (1946).
<i>C. Lindeniana</i> Wallis.	26	VENKATASUBBAN (1946). GUILLEMET (1966).
<i>C. Makoyana</i> E. Morr.	26	VENKATASUBBAN (1946). GUILLEMET (1966).
<i>C. medeo-picta</i> Regel.	22	VENKATASUBBAN (1946).
<i>C. musaica</i> Hort.	28	GUILLEMET (1966).
<i>C. ornata</i> Koern.	26	SHARMA et BHATT. (1958).
	28	GUILLEMET (1966).
<i>C. picta</i> Hook.	26	SHARMA et BHATT. (1958).
<i>C. princeps</i> Regel.	22	SHARMA et BHATT. (1958).
<i>C. roseo-picta</i> (Linden) Regel.	26	VENKATASUBBAN (1946).

	n	2n	
<i>C. taeniosa</i> Joris (= <i>Maranta asymmetrica</i> Hort.).		52	SATO (1948).
<i>C. undulata</i> Regel.	22 (?)	24	VENKATASUBBAN (1946).
<i>C. Van den Heckei</i> Regel.	22	26	GUILLEMET (1966).
<i>C. Veitchiana</i> Hook.	26	26	SHARMA et BHATT. (1958).
		8	VENKATASUBBAN (1946).
<i>C. virginalis</i> Lind.	26	26	SATO (1948 et 1962).
<i>C. zebrina</i> Lindl.	24-26	26	GUILLEMET (1966).
		22	VENKATASUBBAN (1946).
		26	SHARMA et BHATT. (1958).
<i>Marantochloa cuspidata</i> Milne-Redh.	28	26	SATO (1960).
<i>M. leucantha</i> Milne-Redh.	28	28	GUILLEMET (1966).
			MANGENOT et MANGENOT (1958).
<i>Megaphrynium macrostachyum</i> Milne-Redh.	28	28	MANGENOT et MANGENOT (1958).
<i>Phrynium capitatum</i> Willd.	36	36	GUILLEMET (1966).
<i>Sarcophrynium brachystachyum</i> K. Schum.	28	28	MANGENOT et MANGENOT (1958).
<i>Thaumatococcus Daniellii</i> Benth.	20	20	MANGENOT et MANGENOT (1957).
TRIBU DES MARANTÉES.			
<i>Ctenanthe Lubbersiana</i> Eichl.	20	20	GUILLEMET (1966).
<i>C. Oppenheimiana</i> K. Schum. (= <i>Calathea Oppenheimiana</i> E. Morr.).	18	18	SATO (1948).
<i>Ischnosiphon bambusaceus</i> Koern.	42	42	GUILLEMET (1966).
<i>I. leucophaeus</i> (Poepp. et Endl.) Koernicke	16	16	GADELLA et KLIPRUIS (1964).
<i>Maranta arundinacea</i> var. <i>variegata</i> W.I. Arrowroot L.	18	18	SATO (1948).
	48	48	JANAKI AMMAL (1945).
	48	48	SIMMONDS (1954).
<i>M. bicolor</i> Ker-Gawl	32	32	SATO (1960).
<i>M. depressa</i> E. Morr.	48	48	GUILLEMET (1965).
<i>M. insignis</i> Hort.	26	26	SHARMA et BHATT. (1958).
<i>M. Kejeljani</i> E. Morr.	33	33	SHARMA et BHATT. (1958).
<i>M. leuconeura</i> E. Morr.	26	26	SHARMA et BHATT. (1958).
var. <i>massangeana</i> E. Morr.	26	26	VENKATASUBBAN (1946).
	52	52	GUILLEMET (1966).
<i>M. nitida</i> Hort.	26	26	VENKATASUBBAN (1946).
<i>M. nitida picta</i> .	8	8	VENKATASUBBAN (1946).
<i>M. striata</i> Veitch.	26	26	SATO (1948).
<i>M. tigrina</i> .	24	24	VENKATASUBBAN (1946).
<i>M. sp.</i>	16	16	VON BOENICKE (1911).
<i>Monotagma smaragdinum</i> K. Schum.	27	27	SATO (1948).
<i>Stromanthe amabilis</i> Hort.	48	48	GUILLEMET (1966).

	<i>n</i>	<i>2n</i>	
<i>S. Porteana</i> A. Gris.		22	UILLEMET (1966).
<i>S. sanguinea</i> Sond.	12		SUESSENGUTH (1920).
		44	VENKATASUBBAN (1946).
		36	SATO (1960).
<i>Thalia dealbata</i> Fraser.		12	SUESSENGUTH (1921).
<i>T. geniculata</i> L.		18	MIEGE (1960).

## 6. Essai de classification caryo-taxinomique des Marantacées.

Les variations du nombre des chromosomes ne s'observent pas seulement dans l'individu et à l'intérieur de l'espèce; elles se produisent également à l'intérieur du genre ainsi que dans la famille. C'est cette propriété (la structure nucléaire subissant peu de variations d'un genre à l'autre) qui va nous permettre de tenter d'établir une classification caryologique des Marantacées; classification qui ne sera, bien sûr, que partielle puisque seulement 12 genres sur les 29 que comprend la famille ont, à ce jour, fait l'objet d'études cytologiques.

Pour cette discussion, nous utiliserons le cadre taxinomique établi par SCHUMANN. Cet auteur sépare la famille en deux tribus; nous verrons s'il convient ou non de garder cette distinction.

### A. TRIBU DES PHRYNIÉES

#### 1. SARCOPHYNIUM.

Dans ce genre une seule espèce, *Sarcophrynum brachystachium*, a été étudiée; S. et G. MANGENOT ont trouvé  $2n = 28$  chromosomes.

#### 2. MEGAPHYNIUM.

Ce genre d'Afrique tropicale n'est pas décrit dans la classification de SCHUMANN. HUTCHINSON dans « The Families of Flowering Plants » l'introduit dans la tribu des Phryniées à côté des *Sarcophrynum*. L'étude caryologique qu'ont faite S. et G. MANGENOT chez le *Megaphrynum macrostachyum*, pour lequel ils ont donné  $2n = 28$ , confirme le rapprochement de ces deux genres effectué par HUTCHINSON en se basant sur les seules données morphologiques.

#### 3. THAUMATOCOCCUS.

Dans ce genre encore une seule espèce a été étudiée: le *Thaumatococcus Daniellii* chez lequel S. et G. MANGENOT ont compté  $2n = 20$  chromosomes.

#### 4. PHRYNIUM.

L'espèce que nous avons étudiée, le *Phrynum capitatum* possède 36 chromosomes. Nous avons pu, grâce aux différences de taille et de forme qu'ils présentent, les apparier trois à trois. Cet individu s'avère donc être un autotriploïde au nombre de base  $x = 12$ .

#### 5. MARANTOCHLOA.

Nous avons dénombré 28 chromosomes chez le *M. cuspidata*, confirmant par là les observations de S. et G. MANGENOT qui ont trouvé également  $2n = 28$  chez le *M. leucantha*. Nous pouvons envisager pour ce genre que  $x = 14$ .

#### 6. CALATHEA.

Rappelons tout d'abord que DARLINGTON et WYLIE (1955) recensent plusieurs nombres chromosomiques relatifs au genre *Calathea*. Ils donnent  $x = 4, 11, 12, 13$ .

Au cours de notre travail, nous avons trouvé, chez quatre espèces,  $n = 13$  et chez deux autres : le *C. ornata* et le *C. musaica*  $n = 14$ . En ce qui concerne le *C. ornata* nous pouvons envisager que ce nombre dérive de  $n = 13$ , déjà déterminé chez cette même espèce par SHARMA et BHATTACHARYYA, et cela par gain d'un chromosome. Il est possible que chez le *C. musaica* le nombre  $n = 14$  dérive également de  $n = 13$ ; la présence de deux petits chromosomes (dont la longueur ne dépasse pas  $0,5 \mu$ ) pouvant résulter de la fragmentation d'un couple de chromosomes de longueur plus importante est en faveur d'une telle hypothèse.

Pour bien montrer le sens de l'évolution des nombres chromosomiques dans ce genre, nous grouperons les nombreux résultats actuellement connus dans un tableau qui indiquera la fréquence absolue avec laquelle nous rencontrerons chaque nombre de base :

$x$ .....	4	11	12	13	14
Fréquences.....	2	5	4	11	2

Étant donné que, d'une part,  $x = 4$  est le nombre de base le plus petit que l'on rencontre à l'intérieur du genre (et de la famille), et qu'il peut ainsi être considéré comme proche des types ancestraux, que, d'autre part, il existe dans une même espèce des individus à  $n = 4$  et  $n = 13$  (*C. Veitchiana*) et qu'enfin le nombre  $n = 13$  est le plus fréquent, on peut envisager une évolution des nombres de base de la façon indiquée par le schéma 4.

Ce tableau évolutif nous montre que les nombres de base secondaires  $x = 11$ , 12, 13, et 14 dérivent tous d'un nombre de base primaire  $x = 4$ , dont seraient peut-être issues des séries de bases  $x = 3$  et  $x = 5$ , par des phénomènes d'allopléidie et que certains ont pu éventuellement se transformer l'un en l'autre par des phénomènes d'aneuploïdie. Signalons que, sur ce schéma, l'épaisseur des voies évolutives envisagées indique la fréquence relative de réussite.

## B. TRIBU DES MARANTÉES

### 1. MARANTA.

DARLINGTON et WYLIE donnent 6 et 13 comme nombres de base. A la suite de nos observations nous avons trouvé  $n = 13$  chez le *M. leuconeura* et  $n = 12$  chez le *M. depressa*, espèce que nous considérons, par suite de la présence de 2 chromosomes à satellite, comme un tétraploïde hybride.

En comptant 33 chromosomes chez le *M. Kejeljani*, SHARMA et BHATTACHARYYA permettent d'avancer  $x = 11$  comme autre nombre de base probable chez ce genre.

SATO (1960) compte 32 chromosomes chez le *M. bicolor* qu'il considère comme un allotétraploïde dérivant d'espèces à 8 chromosomes. Cette observation confirmant celle de VENKATASUBBAN qui a compté 8 chromosomes chez le *M. nitida picta* (espèce que nous n'avons trouvée sur aucun index de botanique) nous permet d'avancer également  $x = 4$  et  $x = 8$  comme nombres de base primaire et secondaire.

Nous montrerons l'importance de ces divers nombres de base dans un tableau des fréquences.

Comme chez le genre *Calathea* nous retrouvons  $x = 4$  comme nombre le plus bas et  $x = 13$  comme nombre le plus fréquent.

Bien que les observations soient encore trop fragmentaires et que certains nombres de base restent à confirmer (ou à infirmer), on peut envisager que ce genre a subi une évolution peu différente de celle imaginée pour le genre *Calathea*.

$x$ .....	4	6	8	11	12	13
Fréquences.....	1	1	1	1	2	4

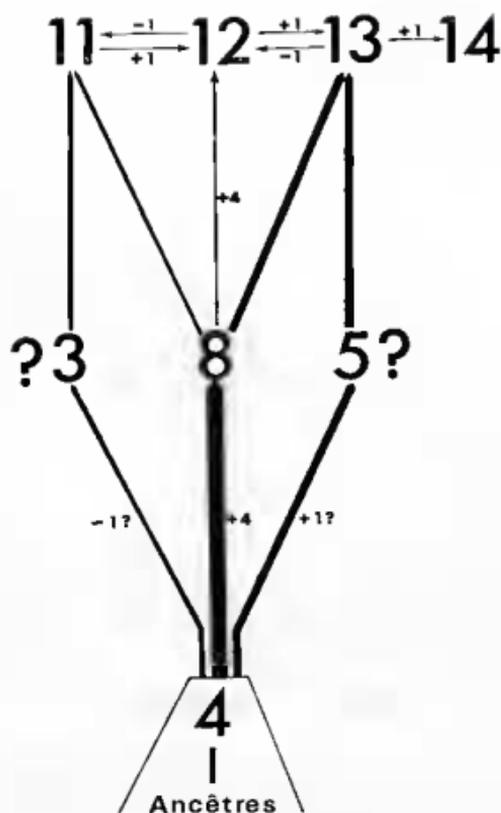


SCHÉMA 4

## 2. STROMANTHE.

A ce jour, les études n'ont porté que sur deux espèces. SUESSENGUTH a compté 12 bivalents dans les plaques équatoriales des cellules-mères du pollen de *S. sanguinea*. SATO confirme ce résultat en trouvant 36 chromosomes dans un individu triploïde, ce qui permet de donner  $x = 12$  comme nombre haploïde de cette espèce. Après ces études, on pouvait croire que le nombre  $2n = 44$  trouvé chez une race tétraploïde de *S. sanguinea*, par VENKATASUBBAN, était entaché d'erreur.

Nos observations effectuées chez le *S. Porteana* pour lequel  $2n = 22$ , et chez le *S. amabilis* pour lequel  $2n = 48$  nous permettent de donner  $x = 11$  et 12 comme nombre de base et ainsi de confirmer les précédents résultats. Chez le *S. sanguinea*, comme chez d'autres genres et espèces de la famille, la polyplôïdie semble doublée d'une aneuploïdie.

En résumé, chez le genre *Stromanthe*,  $x = 11$  et 12.

## 3. CTENANTHE.

SATO donne pour le *Ctenanthe Oppenheimiana*  $n = 9$ . Il explique que le nombre diploïde  $2n = 18$  dérive, chez cette espèce, du type primitif  $n = 4$  qu'il a lui-même observé chez le *Calathea Veitchiana*, par tétraploïdie et fragmentation d'un chromosome.

Pour notre part, nous avons dénombré 20 chromosomes chez le *C. Lubbersiana*; espèce que nous considérons diploïde (présence d'un couple de chromosomes particulièrement caractéristique).

Ces études nous permettent de donner  $x = 9$  et 10 comme nombres de base du genre *Ctenanthe*.

## 4. ISCHNOSIPHON.

Nous avons examiné une seule espèce : *Ischnosiphon bambusaceus*. Celle-ci possède 42 chromosomes de taille et d'aspect peu dissemblables. Cette homogénéité de la garniture chromosomique, nous permet d'envisager cet individu soit comme un diploïde au nombre de base  $x = 21$ , soit comme un triploïde pour lequel  $x = 14$ , soit encore comme un hexaploïde de base 7. Toutefois, étant donné qu'il existe, dans la famille, de nombreux individus triploïdes et que le nombre de base  $x = 14$  y est déjà présent, nous donnons, à ce nombre, une légère préférence. L'étude d'autres plantes appartenant à cette même espèce, ainsi que celle d'autres espèces permettra probablement d'effectuer un choix plus précis.

Mais GADELLA et KLIPHUIS ont établi en 1964 que l'*Ischnosiphon leucophaeus* est caractérisé par  $n = 8$ . Il convient de noter que cette espèce appartient à la section *Euschenosiphon*, alors que la première appartient à la seconde *Bambusastrum*.

## 5. MONOTAGMA.

Chez le *Monotagma smaragdinum* SATO a dénombré 27 chromosomes. Il dit se trouver en présence d'un allotriploïde dont le nombre de base est  $x = 9$ .

## 6. THALIA.

Le dénombrement chromosomique effectué par SUESSENGUTH chez le *Thalia dealbata*, qui possède 12 chromosomes, permet de supposer  $x = 6$ . Le *T. geniculata*, avec ses 18 chromosomes, serait probablement triploïde.

Après cette discussion des nombres chromosomiques menée genre par genre, nous pouvons tirer quelques conclusions au niveau de la famille.

La famille des Marantacées se révèle, de par la variété des nombres chromosomiques que l'on rencontre chez ses représentants, très hétérogène. Nous avons en effet rencontré chez les différents genres, jusqu'à ce jour étudiés, les nombres de base suivants :  $x = 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14$  voisinant avec le nombre  $x = 4$  supposé primitif ou tout au moins proche des formes ancestrales.

Nous avons espéré, au départ de ce travail, que les études caryologiques permettraient de proposer une classification cytologique de cette famille ou tout au moins de confirmer sa séparation en deux tribus telle qu'elle est généralement admise. Malheureusement nos résultats vont à l'encontre de nos espérances.

Nous ne pouvons pas, en effet, effectuer une classification cytologique de la famille, certains genres, en particulier *Maranta* et *Calathea* apparaissant trop hétérogènes. Chez eux, les formes ancestrales ( $x = 4$ ) voisinent avec des formes plus évoluées ( $x = 11, 13$ ) ce qui nous permet de penser qu'ils évoluent lentement; la multiplication végétative, en permettant la reproduction des individus anormaux ou stériles, devant prendre une part importante au déroulement d'un tel phénomène.

Nos résultats caryologiques ne confirment pas, non plus, la séparation en deux tribus effectuée par SCHUMANN en se basant sur les seuls caractères de morphologie



Sur ce système évolutif, pour une grande part hypothétique étant donné le petit nombre des résultats caryologiques connus, nous avons voulu montrer :

— comment ces espèces ont pu dériver d'un ancêtre commun, au type caryologique primitif de base  $x = 4$ , retrouvé en Amérique;

— l'importance qu'a pu prendre un genre tel que le genre *Thalia* ( $n = 6$ ) qui se rencontre à la fois en Amérique et en Afrique dans l'évolution phylogénétique de la famille. Nous verrons plus loin qu'il aura également un grand intérêt pour rapprocher les Marantacées de certaines autres Scitaminées.

Sur ce schéma évolutif, de plus, nous avons indiqué d'une façon différente l'évolution des nombres de base à l'intérieur de chaque tribu, ce qui nous permet de mettre en évidence le parallélisme d'évolution que subissent les genres américains, à savoir, *Maranta*, *Stromanthe* et *Calathea*.

Afin de préciser et de compléter certains de nos nombres de base et éventuellement de découvrir une espèce africaine possédant  $2n = 8$  chromosomes, de nombreuses études se révèlent encore nécessaires. Ce n'est que lorsque tous les genres auront été cytologiquement inventoriés que les caryologistes pourront proposer un schéma évolutif valable. Il faut souhaiter que ce dernier soit proche de celui proposé ici.

## V. LES SCITAMINÉES

Il convient maintenant de rassembler les conclusions proposées pour chacune des familles étudiées ici et, prenant les caractères caryologiques pour critères, d'estimer s'il existe entre celles-ci une parenté suffisante pour justifier leur groupement dans un ordre unique, puis, dans l'affirmative, de définir leurs affinités et de les comparer à celles suggérées par l'anatomie, la morphologie, la biochimie, la palynologie.

Il existe chez les Scitaminées une homogénéité très nette si l'on en juge d'après la structure nucléaire. Toutes, du moins dans l'état actuel de nos connaissances, ont des noyaux de type « disréticulés chromocentriques »; aucune n'a montré de noyaux « euréticulés ». Sans doute observe-t-on à l'intérieur du type disréticulé des états divers pour les éléments réticulés et une densité variable pour les chromocentres, marquée aussi bien par leur nombre que par leur taille. Peut-être pouvons-nous trouver là une indication sur la « jeunesse » relative des différents genres. En effet, chez le *Strelitzia reginae*, le *Ravenala madagascariensis*, les *Musa* et les *Ensete*, comme chez les *Canna*, le semi-réseau est nettement visible, se détachant bien sur un enchylyème normalement incolore. Chez l'*Ammomum granum paradisi* et chez le *Marantochloa cuspidata*, il est encore reconnaissable et amène à penser qu'ils ont, comme les précédents, des noyaux semi-réticulés typiques. Déjà chez les *Heliconia* les éléments réticulés tendent à raccourcir leurs portions visibles qui se perdent assez rapidement dans le nucléoplasme en lui donnant une teinte à peine rosée. Il en est encore ainsi chez de nombreuses Zingibéracées et chez quelques Marantacées. Mais chez le *Costus lucanusianus* les filaments colorés ont pratiquement disparu, tandis que l'enchylyème, vraisemblablement encombré d'éléments chromatiques trop fins pour être discernables avec le microscope photonique, devient légèrement rose après la réaction nucléale de Feulgen. Il en est de même chez la plupart des Marantacées. Chez quelques-unes de celles-ci la chromatine figurée peut se réduire aux seuls chromocentres; on peut dire à propos de ces noyaux qu'ils sont « aréticulés chromocentriques ». Le nombre des chromocentres est le plus souvent inférieur à celui des chromosomes; il l'atteint quelquefois, chez le *Strelitzia reginae* par exemple.

Ces types de structure nucléaire sont en rapport avec les dimensions des chromosomes, qui peuvent tous être qualifiés de « courts ». Les plus longs d'entre eux, en effet, appartenant au *Strelitzia reginae* ne dépassent pas 3,5  $\mu$ . Cependant, si cette

espèce possède les plus grands chromosomes en même temps que des noyaux semi-réticulés typiques, le *Marantochloa cuspidata*, tout en présentant des noyaux du même type, n'a que des chromosomes fort courts (moins de  $1 \mu$ ). Au contraire le *Calathea virginalis* est remarquable par ses noyaux aréticulés à gros chromocentres et ses chromosomes trapus presque tous longs de  $1 \mu$ , mais dont deux atteignent  $2,5 \mu$ .

Toutefois le réticulum est mieux marqué chez les espèces habituellement reconues comme les plus anciennes, les *Strelitzia*, le *Ravenala*, alors que les espèces possédant des noyaux presque aréticulés ou aréticulés sont très souvent jugées plus jeunes par exemple, d'après le nombre de leurs chromosomes ou leurs caractères morphologiques. Cependant ce parallélisme entre la structure nucléaire et l'âge supposé d'un genre ou d'une espèce n'est pas absolu, comme l'a montré M<sup>lle</sup> FOUËR chez les Malpighiacées ; il semble en effet y avoir une sorte d'évolution pseudo-cyclique, comparable à celle définie par GAUSSEN, faisant apparaître des structures de type « ancien » chez des espèces « jeunes ». On peut alors se demander si le *Marantochloa cuspidata*, possédant un équipement de 28 petits chromosomes et une structure nucléaire semi-réticulée, ne serait pas une espèce beaucoup plus jeune que le *Strelitzia reginae* n'ayant que 14 chromosomes, mais beaucoup plus grands (près de trois à plus de quatre fois plus longs suivant les paires).

Il paraît néanmoins logique d'admettre, d'après la seule structure nucléaire, que les Scitaminées forment un groupe naturel, relativement évolué, puisqu'on n'y observe plus de noyaux enréticulés, mais seulement des noyaux disréticulés, correspondant à des chromosomes petits.

Cette relative jeunesse des Scitaminées est également mise en évidence par l'examen du nombre des chromosomes caractéristiques des diverses espèces appartenant à chacune des familles étudiées. Car il n'y a que trois espèces actuellement connues présentant un nombre haploïde de chromosomes correspondant au nombre de base originel  $x = 4$ , que nous proposons en accord avec d'autres auteurs, SATO, SHARMA et BHATTACHARYYA, VENKATASUBBAN par exemple. Or l'une d'elles, le *Calathea Veitchiana*, qui est très fréquemment cultivée en raison de sa valeur ornementale, peut également avoir  $2n = 26$  et une autre, le *Maranta nitida-picta*, possède à côté des cellules diploïdes ( $2n = 8$ ) des cellules tétraploïdes où l'on observe 16 chromosomes. Fort curieusement ces trois espèces appartiennent aux genres *Calathea* et *Maranta*, dont les autres représentants, ainsi d'ailleurs que la plupart des Marantacées, paraissent constituer un groupe évolué, tant par leur structure nucléaire et les nombres de leurs chromosomes tous relativement élevés que par leurs caractères morphologiques et anatomiques. Peut-être s'agit-il là d'ailleurs d'un retour, résultant de phénomènes complexes, à un état ancestral chez des plantes déjà hautement spécialisées.

Cependant les genres habituellement considérés comme « anciens » semblent avoir une origine allopoloïde due à la combinaison de l'équipement de base  $x = 4$  avec deux équipements dérivés primaires par perte ou gain d'un chromosome,  $x = 3$  et  $x = 5$ , donnant des nombres de bases secondaires  $x = 6, 7, 8, 9$  et  $10$ . De ceux-ci dériveraient à leur tour des nombres tertiaires, caractéristiques d'espèces plus jeunes,  $x = 11, 12, 13$  et  $14$ , puis  $x = 17$  et  $21$  (dans cette énumération les nombres de base encore hypothétiques sont écrits en caractères gras). Cette dérivation des nombres de base par paliers successifs, à laquelle se sont certainement combinés des phénomènes d'aneuploidie (perte ou gain d'un ou plusieurs chromosomes, fragmentation ou accolement de chromosomes), suggère immédiatement que les Scitaminées forment, d'après ce seul point de vue de la caryologie, un ensemble naturel, relativement évolué, ayant à son origine des ancêtres communs que TOMLINSON appelle des Proto-Scitaminées.

Les dénombrements chromosomiques confirment donc encore l'unité systématique de cet ensemble, déjà reconnue par les systématiciens comme par les palynologistes et les biochimistes. En effet, ERDTMANN insiste sur l'aspect comparable du pollen

caractéristique des différents genres, quelle que soit la famille où ils sont rangés. HEGNAUER, de son côté, estime que les Scitaminées actuelles doivent descendre de végétaux qui accumulaient l'acide silicique (on trouve des concrétions siliceuses chez des représentants de toutes les familles) en même temps que l'oxalate de calcium (toutes en possèdent encore en cristaux isolés ayant des aspects variés et les Musacées présentent même des raphides, comme devaient en avoir leurs ancêtres supposés) et qui constituaient leurs réserves sous forme de grains d'amidon (les rhizomes des Scitaminées actuelles en sont particulièrement riches) et synthétisaient des leucoanthocyanes (cf. le tableau 69 de la p. 471).

Cette unité des Scitaminées une nouvelle fois reconnue, il nous faut regarder comment, à l'intérieur de cet ordre, les familles se diversifient et comment elles s'y répartissent d'après leurs affinités réciproques.

Il apparaît immédiatement qu'un certain nombre de genres sont issus plus particulièrement des végétaux ayant eu le nombre originel  $x = 4$  combiné avec les nombres primaires  $x = 3$  et  $x = 5$  et que d'autres au contraire descendraient d'ancêtres ayant possédé le nombre dérivé  $x = 3$ .

Parmi les premiers nous devons ranger les Musacées à l'exception des *Heliconia*, un grand nombre de Marantacées et les *Canna* peut-être.

Parmi les seconds se placent les *Heliconia*, les Zingibéracées, et chez les Marantacées, le genre *Thalia* dont une des espèces est à la fois américaine et africaine.

Une telle coupure correspond-elle à celle que propose, par exemple, en 1962 TOMLINSON à la suite de ses recherches morphologiques et anatomiques, en même temps qu'il tient compte des résultats biochimiques présentés par HEGNAUER.

D'après leur mode de végétation, il est incontestable que les Musacées, une fois privées des *Heliconia*, constituent un ensemble distinct des autres Scitaminées. En ne tenant compte que de ce seul caractère, il apparaît que le type le plus ancien serait celui du *Phenakospermum* qui, selon TOMLINSON (1962, fig. 4, p. 204) présente une tige arborescente dressée, terminée par une inflorescence et qui se reproduit par voie végétative grâce à des rejets portés par des stolons. Il est très regrettable de ne pas connaître les caractères caryologiques de ce genre. Chez les *Musa* et les *Ensete*, l'appareil végétatif ressemble à un cornus portant une inflorescence terminale, mais seuls les premiers peuvent se multiplier par des drageons alors que les seconds sont devenus monocarpiques. Chez les *Strelitzia* et le *Ravenala*, le pseudo-tronc est plus ou moins développé et la reproduction végétative se fait encore par drageonnement, mais les inflorescences sont latérales. S'opposant à cet ensemble, on trouve toutes les autres Scitaminées, qui dériveraient cependant du *Phenakospermum*, comme en témoigne leur appareil végétatif devenu un rhizome à croissance sympodiale, plus ou moins épais et plus ou moins court suivant les genres, et dont la structure est très comparable à celle de ses stolons; elles sont également remarquables par leurs tiges dressées, grêles et herbacées.

Si nous utilisons maintenant un caractère biochimique, tel que celui fourni par la présence de raphides d'oxalate de calcium, on constate que les *Heliconia* se regroupent avec les autres Musacées, qui en possèdent toutes. Elles s'opposent alors aux autres Scitaminées qui n'en ont point. Cette coupure correspond à peu près à celle que suggère l'examen des cellules stomatiques; celles-ci sont parfaitement symétriques chez les Musacées *sensu lato* et à peu près symétriques chez les Cannacées; elles sont nettement dissymétriques chez les Marantacées, les Lowiacées et les Zingibéracées *sensu lato*.

Il semble donc y avoir un premier groupe de genres affines par de nombreux caractères, *Musa*, *Ensete*, *Strelitzia*, *Ravenala*, *Phenakospermum* et, par quelques-uns seulement, *Heliconia*; mais celui-ci diffère des précédents, comme d'ailleurs de toutes les autres Scitaminées, par la structure très particulière des fleurs, qui ne ressemble

à aucune autre en raison de leur symétrie inversée. Cet isolement se trouve confirmé par leur appareil végétatif, un rhizome et par leur nombre chromosomique de base,  $x = 6$ . Ces caractères distinctifs paraissent justifier la proposition de NAKAI, puis de TOMLINSON (1962) de placer ce genre dans une famille qui lui serait propre, celles des Héliconiacées. Ces *Heliconia*, en raison du nombre et de la taille réduite de leurs chromosomes, de la structure de leurs noyaux à peine semi-réticulés, semblent être plus « jeunes » que les autres Musacées.

Celles-ci forment-elles alors un ensemble homogène correspondant à une famille unique ou doivent-elles être réparties entre deux familles distinctes, comme le font NAKAI et TOMLINSON? Nous avons vu que, d'après les caractères caryologiques, on pouvait reconnaître deux groupes, qui se différencient d'ailleurs par la position des inflorescences, terminale chez les Musacées *sensu stricto*, limitées aux deux genres *Musa* et *Ensete*, latérales chez les Strélitziacées (*Ravenala*, *Strelitzia*). Il serait utile de savoir d'après sa caryologie où se placerait le genre *Phenakospermum* qui, malgré son inflorescence terminale, est morphologiquement intermédiaire entre les deux familles.

Ainsi nous en arrivons à admettre chez les Scitaminées l'existence d'un sous-ordre correspondant à l'ancienne famille des Musacées, constitué de trois familles, dont deux au moins sont encore représentées par des végétaux possédant des caractères relativement primitifs tant sur le plan de la morphologie, de la caryologie que de la biochimie (raphides).

La plupart des Marantacées actuelles, d'après les nombres de base qui peuvent leur être attribués, dérivent également de combinaisons entre le nombre d'origine  $x = 4$  et les nombres dérivés primaires  $x = 3$  et  $x = 5$ ; elles devraient se rapprocher de ce premier ensemble. Or les caractères morphologiques, tout en permettant de les délimiter, suggèrent plutôt de les rapprocher des Zingibéracées : comme chez celles-ci l'androcée est fort réduit, les cellules stomatiques sont nettement dissymétriques, l'appareil végétatif est pérenne par un rhizome, mais c'est aussi un caractère des *Heliconia*. Avec ceux-ci encore et les *Canna*, elles ont une même structure anatomique au niveau des entre-nœuds. Avec les Héliconiacées et les Musacées, elles possèdent dans leurs tissus des files de cellules aux parois inégalement épaissies, accumulant la silice; de telles cellules existent bien chez les Strélitziacées, mais elles occupent une position superficielle, comme cela doit être le cas chez certaines Zingibéracées.

Ainsi les Marantacées semblent avoir des affinités tantôt avec les groupes plus anciens des Musacées *sensu lato*, tantôt avec les Zingibéracées. Mais il est vrai qu'à côté des espèces descendant d'ancêtres ayant eu pour nombre chromosomique de base le complexe  $x = 4 + x = 3$  ou  $x = 5$ , il existe le genre *Thalia*, dont les représentants vivent à la fois dans l'Ancien et le Nouveau Monde et qui, comme les Zingibéracées, a pour nombre de base  $x = 6$ , vraisemblablement dérivé de  $x = 3$ .

Il convient de noter également que les Marantacées représentent une famille relativement « jeune », puisqu'elle groupe des genres souvent mal délimités, caractérisés par des chromosomes très courts, associés à des nombres chromosomiques généralement élevés, dérivant les uns des autres par aneuploidie; celle-ci peut apparaître au sein d'un genre, parfois même chez une espèce. Sans doute les Marantacées forment-elles un ensemble encore doué d'un réel pouvoir évolutif, ce qui explique la difficulté de leur systématique et rend prévisible tout essai de classification. D'ailleurs leurs possibilités de multiplication végétative permettant aux formes transitoires de survivre accroît encore la confusion.

Faut-il admettre que les Marantacées représentent un rameau isolé des Scitaminées? Peut-être ont-elles cependant quelques affinités avec la famille des Cannacées qui possèdent avec elles une demi-étamine fertile dans chacune de leurs fleurs et des graines non-arillées. Après avoir hésité, TOMLINSON, en 1962, dans le schéma résumant sa

pensée sur l'évolution des Scitaminées (p. 209), finit par attribuer à ces deux familles une origine commune; mais il admet aussi qu'elles se sont détachées pour évoluer indépendamment. Le rameau des Marantacées s'est alors diversifié en donnant de nombreux genres. Celui des Cannacées, montrant un dynamisme moins grand, n'a produit que le genre *Canna*, apparemment plus « ancien », malgré une plus forte dissymétrie des fleurs, que les plus primitives des actuelles Marantacées, tant en raison des dimensions plus grandes des chromosomes que de la structure semi-réticulée vraie des noyaux interphasiques, tant en raison de leurs nombres chromosomiques de base unique,  $x = 9$ , sans doute pourtant dérivés des nombres plus primitifs,  $x = 4$  et  $x = 5$ , que de la grande unité morphologique qu'il permet d'expliquer.

Il y aurait donc là un second ensemble, lui aussi équivalent à un sous-ordre, groupant deux familles remarquables par la réduction extrême de l'androcée, mais cependant bien différentes par certains de leurs caractères, comme, par exemple, la présence de canaux à mucilage et l'absence de poils chez les Cannacées, et surtout par le degré respectif de leur pouvoir évolutif.

Les Zingibéracées *sensu lato* forment-elles un troisième sous-ordre? Si l'on admet qu'elles ont toutes pour ancêtres des végétaux ayant possédé presque exclusivement le nombre chromosomique de base  $x = 3$ , comme nous l'avons supposé, elles semblent s'être séparées très tôt des autres Scitaminées et représenter un ensemble homogène et bien caractérisé. Cet isolement se trouve confirmé sur le plan de la morphologie et de la biologie florales, puisqu'elles sont les seules parmi les Scitaminées à avoir une seule étamine entièrement fertile. Cet ensemble a sans doute une origine commune. Mais ici encore, comme dans le sous-ordre précédent, il existe une famille douée d'assez faibles possibilités évolutives, les Costacées, caractérisée par le seul nombre chromosomique de base  $x = 9$ , et une autre, les Zingibéracées *sensu stricto*, qui n'a pas encore achevé son évolution et qui présente, au niveau de bien des genres, une multiplicité de nombres chromosomiques. Cependant il est indispensable de noter qu'ici les Costacées montrent un type nucléaire évolué (type à peu près dépourvu de semi-réseau) et des chromosomes de petites dimensions. Elles paraissent de la sorte plus jeunes que les Cannacées; sans doute en se spécialisant plus tardivement ont-elles trouvé un équilibre que les Zingibéracées n'ont pas encore atteint.

Il est curieux de constater que le nombre de base  $x = 9$ , quelle que soit son origine ( $x = 3 + 6$  ou  $x = 4 + 5$ ), semble correspondre, chez toutes les Scitaminées qui le possèdent, à un état d'équilibre tel qu'elles perdent en l'acquérant leurs possibilités évolutives: le genre *Ensete*, chez les Musacées, n'est constitué que par quelques espèces de l'Ancien Monde très comparables; le genre *Canna*, s'il présente davantage d'espèces réparties entre l'Amérique, l'Afrique et l'Asie, est cependant très homogène; les Costacées, plus jeunes, ne comptent que quatre genres très proches les uns des autres, même si leur aire géographique est vaste, l'Amérique et l'Afrique.

Pour conclure, il semble possible de dire que les Scitaminées constituent un ordre naturel, rassemblant au moins trois groupes bien caractérisés de genres ayant une origine commune. A ces trois groupes il convient vraisemblablement d'en ajouter un quatrième, propre aux Lowiacées, qui sont seules à posséder un ovaire infère et qui, d'après les caractères anatomiques et morphologiques que leur reconnaît TOMLINSON, formeraient un terme de passage entre l'ensemble relativement primitif des Strélitziacées, des Musacées et des Héliconiacées, puisque elles ont toutes plusieurs étamines fertiles et des raphides d'oxalate de calcium intracellulaires, et les formes plus jeunes se groupant d'une part chez les Zingibéracées et les Costacées, d'autre part chez les Marantacées et les Cannacées, qui ont, comme elles, des cellules stomatiques plus ou moins asymétriques. Une étude caryologique du genre *Onchidantha* permettra seule de savoir s'il en est bien ainsi. En attendant celle-ci, qui, espérons-le, ne tardera point trop, nous pouvons affirmer que pour les genres étudiés par les caryologistes, les conclu-

sions sont très comparables à celles proposées en 1962 par TOMLINSON. A quelques détails près, le schéma qu'il propose pour les résumer, peut être retenu. Celui que nous présentons ici, inspiré du sien, tient compte des caractères suivants : la nature de l'appareil végétatif (pseudo-tronc ou pseudo-cormus d'une part, rhizome d'autre part), la présence ou l'absence de raphides, la symétrie ou la dissymétrie des cellules stomatiques, les nombres chromosomiques de base reconnus dans chaque famille. Comme sur le schéma de TOMLINSON, le degré d'évolution relative de chacune est matérialisé par la longueur du trait la reliant aux Protoscitaminées.

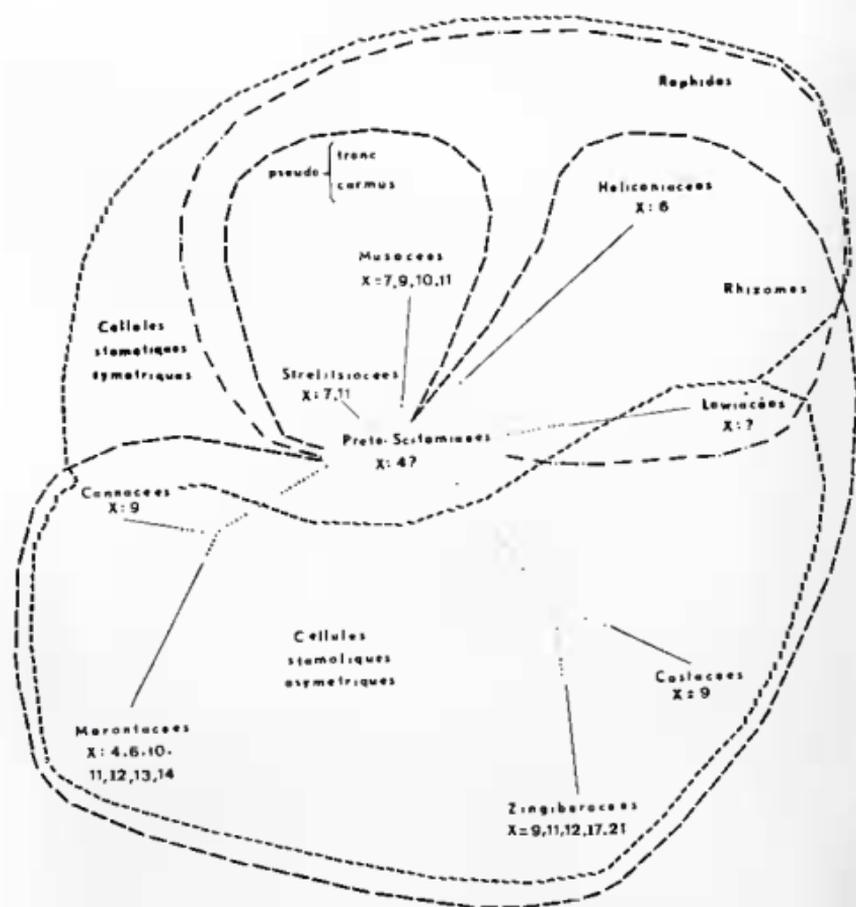


SCHÉMA 6

Ce schéma montre qu'il y a une réelle concordance entre les résultats obtenus par les morphologistes, les biochimistes et les caryologistes. Cette concordance prouve une fois de plus que les disciplines modernes de la systématique apportent une contribution non négligeable à la meilleure connaissance d'un ensemble végétal tel que l'ordre des Scitaminées, en fournissant une somme de caractères nouveaux qu'il s'agit de confronter à ceux de la morphologie traditionnelle, puis de hiérarchiser selon les principes définis par Antoine-Laurent de JUSSIEU.

### Résumé

Les types de structures nucléaires et les modes évolutifs de la mitose ont été définis chez quatre des cinq familles habituellement groupées dans l'ordre des Scitaminées : Musacées, Zingibéracées, Cannacées et Marantacées. On y observe des noyaux discréticulés à chromocentres, présentant un « semi-réseau » chez les espèces anciennes, qui s'estompe de plus en plus, puis disparaît chez les espèces les plus évoluées à chromosomes courts. Parmi les trente-quatre nombres chromosomiques déterminés, vingt-quatre sont nouveaux, sept vérifient des résultats antérieurs, deux révèlent des degrés de polyploidie non encore signalés, un est en désaccord avec des dénombrements précédents. Les caractères nucléaires et chromosomiques ainsi obtenus, comparés à ceux des autres caryologistes, ont permis de déterminer les nombres de base caractéristiques de chaque genre et ont conduit à considérer les Scitaminées comme un ordre naturel, dont les représentants actuels paraissent avoir des ancêtres communs; ceux-ci auraient eu pour nombre de base  $x = 4$ , retrouvé chez trois Marantacées, sans doute à la suite d'un phénomène de surévolution, suivant le sens que GAUSSEN donne à ce mot. En confrontant les caractères biochimiques recensés pour les Scitaminées par HEGNAUER, palynologiques présentés par ERDTMAN, anatomiques et morphologiques définis par TOMLINSON, il paraît légitime d'admettre l'existence de huit familles reconnues par NAKAI, puis par TOMLINSON : Strélitziacées, Musacées et Héliconiacées, Zingibéracées et Costacées, Marantacées et Cannacées, formant ainsi trois sous-ordres, et Lowiacées pour lesquelles il n'y a pas encore de données caryologiques. Enfin il est possible d'établir un schéma évolutif très comparable à celui que proposait TOMLINSON en 1962.

### Summary

The types of nuclear structure and the evolutionary methods of mitosis have been defined for four of the five families normally grouped in the order Scitamineae : Musaceae, Zingiberaceae, Cannaceae, Marantaceae. The nuclei are discreticulate with chromocenters showing a « semi-reticulum » for the older species, which becomes less and less distinct until it disappears in the most highly evolved species with shorter chromosomes. Among the thirty-four chromosomes numbers determined, twenty-four are new, seven verify previous results, two reveal degrees of polyploidy not yet pointed out, one disagrees with preceding enumerations. The nuclear and chromosome characteristics thus obtained and compared with those of other caryologists have permitted the determination of the basic numbers characteristic for each genus and has lead to the consideration of the Scitamineae as a natural order, for which the living representatives seem to have common ancestors; the latter would have had for their basic numbers  $x = 4$ , found in the Marantaceae, without doubt following a phenomenon of surevolution according to the sens that GAUSSEN gave to this word. In comparing the caryologic characteristics with the biochemic characteristics studied in the Scitamineae by HEGNAUER, with the palynologic characteristics presented by ERDTMAN, and with the anatomic and morphologic characteristics defined by TOMLINSON, it seems legitimate to admit the existence of the eight families recognized by NAKAI, then by TOMLINSON : Strelitziaceae, Musaceae, and Heliconiaceae, Zingiberaceae and Costaceae, Marantaceae and Cannaceae, thus forming three sub-orders, and Lowiaceae for which there are no caryological finding as of yet. Finally, it was possible to establish an evolutionary diagram very similar to that proposed by TOMLINSON in 1962.

### Zusammenfassung

Die Typen der Kernstruktur und die Entwicklungsmethoden der Kernteilung wurden bei vier der fünf Familien festgestellt, welche normalerweise unter die Scitamineae eingeordnet sind : Musaceae, Zingiberaceae, Cannaceae, Marantaceae. Man beobachtet fast netzförmige chromozentrische Kerne, welche bei älteren Arten beinahe ein Netz zeigen mehr und mehr nachlässt und bei den mehr entwickelten Arten mit kürzeren Chromosomen schliesslich ganz verschwindet. Unter den vierunddreissig festgesetzten Chromosomenzahlen sind vier und zwanzig neu, sieben bestätigen vorangegangene Resultate, zwei zeigen noch nie angedeutete Degrees von Polyploidie, und schliesslich eine, die mit vorangegangenen Zählungen nicht übereinstimmt. Die so erhaltenen Kern- und Chromosomcharaktere verglichen mit denen anderer Karyologen haben erlaubt die charakteristischen, jeder Art eigenen Basenzahlen festzustellen und haben dazu geführt die Scitaminae als eine natürliche Anordnung zu betrachten, und deren augenblickliche Stellvertreter wahrscheinlich gemeinsame Vorfahren haben, diese hätten eine Grundanzahl von  $x = 4$ , bei den Marantaceae zu finden, ohne Zweifel in Folge eines Überentwicklungssphenomens, nach der Wortdefinierung von GAUSSEN. Vergleichen wir die Karyologischen Charaktere mit den biochemischen Charakteren, von HEGNAUER für die Scitamineae gezählt, Palynologisch dargestellt von ERDTMAN, anatomisch und morphologisch festgesetzt von TOMLINSON, kann man mit Recht das Vorhandensein von acht Familien anerkennen, von NAKAI zuerst und dann von TOMLINSON festgestellt : Strelitziaceae, Musaceae und Heliconiaceae, Zingiberaceae und Costaceae, Marantaceae und Cannaceae bilden so drei Unterordnungen, und Lowiaceae, für welche noch keine Karyologischen Angaben existieren. Schliesslich wurde es möglich, ein Entwicklungsschema aufzustellen, welches mit dem von TOMLINSON 1962 Vorgeschlagenen sehr zu vergleichen ist.

## BIBLIOGRAPHIE

1. *Travaux généraux (systématique, morphologie, anatomie, cytologie...) ou se rapportant à l'ensemble des Scitamineés.*
- BENTHAM (G.) et HOOKER (J. D.), 1880. — *Genera plantarum*, III.
- DANGEFARD (P.), 1935. — Sur la structure des noyaux quiescents. *C.R. Acad. Sc.*, 200, p. 771.
- , 1938. — Sur la numération des chromocentres dans les noyaux quiescents et interphasiques. *Ibid.*, 206, p. 1752-1756.
- , 1946. — Sur les chromocentres rattachés aux nucléoles dans les noyaux euchromocentriques et sur une distinction à faire parmi ces noyaux. *Ibid.*, 223, p. 253-254.
- DARLINGTON (C. D.) et JANAKI AMMAL (E. K.), 1945. — The chromosome atlas of flowering plants, Allen et Unwin édit., Londres, p. 1-397.
- DARLINGTON (C. D.) et WYLIE (A. P.), 1955. — Chromosome atlas of flowering plants. Allen et Unwin édit., Londres, p. 1-519.
- DELAY (C.), 1946-1948. — Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. végét.*, 9, p. 169-222 et 10, p. 103-228.
- DEYL (M.), 1955. — The evolution of the Plants and the Taxonomy of the Monocotyledons. *Acta Musei Nat. Pragae*, 11, B, n° 6, p. 1-143.
- EICHHORN (A.), 1934. — Types définis et types intermédiaires de la mitose des végétaux. *Cytologia*, 5, p. 253-268.
- , 1935. — Nouvelle contribution à l'étude des végétaux à prochromosomes et à chromocentres. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. végét.*, 1, p. 150-170.
- , 1949. — Caryologie du *Lupinus Tassiliensis*. *Rev. Cytol. et Biol. végét.*, 11, p. 333-350.
- EMBERGER (L.), 1960. — Les végétaux vasculaires in CHADEFAUD (M.) et EMBERGER (L.), *Traité de Botanique*, II, fasc. 2, Masson et Cie édit., Paris, p. 755-1539.
- ERDTMAN (G.), 1966. — Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Hafner Publishing Co. édit., New York-London, p. 1-553.
- FAVARGER (C.), 1946. — Recherches cytologiques sur la sous-famille des Silenoidées. *Bull. Soc. bot. Suisse*, 56, p. 365-446.
- FOUËT (M.), 1966. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Malpighiacées. *Adansonia*, 6, p. 457-505.
- GAUSSEN (H.), 1952. — L'évolution pseudocyclique. *L'Ann. Biol.*, 23, p. 207-225.
- GORENFLOT (R.), 1958. — La polyploidie chez les végétaux. *L'Année Biol.*, 34, p. 361-394.
- HAMEL (J. L.), 1953. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Saxifragacées. *Rev. Cytol. et Biol. végét.*, 14, p. 113-313.
- HEGNAUER (R.), 1963. — Chemotaxonomie der Pflanzen. II : Monocotyledoneae. Birkhäuser Verlag, Basel-Stuttgart, p. 1-540.
- HOLZER (K.), 1952. — Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Wurzel. *Oest. bot. Zeit.*, 99, p. 118-155.
- HUTCHINSON (J.), 1926. — The families of flowering plants. II. Monocotyledons, 1<sup>re</sup> édit., The MacMillan Cy. édit., Londres, p. 329-572.
- , 1959. — The families of flowering plants. II. Monocotyledons, 2<sup>e</sup> édit., Oxford University Press édit., Londres, p. 511-792.
- LAWRENCE (G. H. M.), 1955. — Taxonomy of vascular plants. The Mac Millan Cy. édit., Londres, p. 1-397.
- MELCHIOR (H.), 1964. — ENGLERS's Syllabus der Pflanzenfamilien, II. Angiospermen, 12<sup>e</sup> édit., Gebrüder Borntraeger édit., Berlin, p. 1-609.

- MOUSSEL (B.), 1963. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Myrtacées. *Mémoires Muséum*, Paris, nouv. sér., sér. B, 16, p. 91-129.
- NAKAI (T.), 1941. — Notulae ad plantas Asiae orientalis. XVI. *Jap. J. Bot.*, 17, p. 200-203.
- POTY (J.) et HAMEL (J. L.), 1968. — Contribution à l'étude caryo-taxinomique des Sterculiacées. *Mémoires Muséum*, Paris, nouv. sér. B, 18, p. 3-35.
- RENDEL (A. B.), 1930. — The classification of flowering plants. I. Monocotyledons. The University Press édit., Cambridge, p. 1-412.
- SATO (D.), 1948. — *Jap. J. Genet.*, 23, p. 44 [cité d'après SATO (D.), 1960].
- , 1953. — Karyotype analysis and law of homologous series. *Sci. Pap. Coll. Gen. Ed. Univ. Tokyo*, 3, p. 181-192.
- , 1960. — The karyotype analysis in Zingiberales with special reference to the prokaryotype and stable karyotype. *Ibid.*, 10, p. 225-243.
- SEMMENS (C. S.), BHADURI (P. N.), 1939. — A technic for differential staining of nucleoli and chromosomes. *Stain Techn.*, 15, p. 1-15.
- SHARMA (A. K.), et BHATTACHARYYA (N. K.), 1959. — Cytology of several members of Zingiberaceae and a study of the inconstancy of their chromosome complements. *La Cellule*, 59, p. 299-346.
- SIMMONDS (N. W.), 1954 a. — Chromosome behaviour in some tropical plants. *Heredity*, 8, p. 139-146.
- TAKHTAJAN (A.), 1959. — Die Evolution der Angiospermen. G. Fischer édit., Iena, p. 1-344.
- TISCHLER (G.), 1927. — Die pflanzlichen Chromosomenzahlen. *Tabulae biologicae*, 4, p. 1-83.
- , 1931. — *Id.* (Nachtrag 1). *Ibid.*, 7, p. 109-226.
- , 1936. — *Id.* (Nachtrag 2). *Ibid.*, 11, p. 281-304 et 12, p. 57-115.
- , 1938. — *Id.* (Nachtrag 3). *Ibid.*, 16, p. 162-207.
- TOMLINSON (P. B.), 1962. — Phylogeny of the Scitamineae. Morphological and anatomical considerations. *Evolution*, 16, p. 192-213.
- VENKATASUBBAN (K. R.), 1946. — A preliminary survey of chromosome numbers in Scitamineae of Bentham and Hooker. *Proc. Indian Acad. Sc.*, sér. B, 23, p. 281-300.
- WETTSTEIN (R. von), 1935. — Handbuch der systematischen Botanik, 4<sup>e</sup> édit., Fr. Deuticke édit., Leipzig-Wien, p. 1-1152.

2. Travaux se rapportant aux Musacées (cités dans ce mémoire); [pour une bibliographie plus complète, voir Simmonds (N. W.), 1962].

- AGHARKAR (S. P.), BADHURI (P. N.), 1935. — Variation of chromosome numbers in Musaceae. *Cur. Sc.*, 3, p. 615-617.
- ANGREMOND (A. d'), 1914. — Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen. *Flora*, 107, p. 57-110.
- BAKER (J. G.), 1893. — A synopsis of the genera and species of Musaceae. *Ann. Bot.*, 7, p. 189-229.
- BAKER (J. G.), SIMMONDS (N. W.), 1953. — The genus *Ensete* in Africa. *Kew Bull.*, 8, p. 405-416.
- CHAKRAVORTI (A. K.), 1960. — Idiogram studies with special reference to chromosome nucleolus relationships and its bearing on the cytogenetics of *Heliconia*. *Nucleus* (India), 3, p. 225-250.
- CHEEMA (G. S.) et BHAT (S. S.), 1936. — Banana breeding at the Imperial college of tropical Agriculture Trinidad. *Indian J. Agricult. Soc.*, 6, p. 484-501.
- CHEESMANN (E. E.), 1945. — In DARLINGTON (C. D.), JANAKI AMMAL (E. K.), 1945.
- , 1947a. — Classification of the bananas. I. The genus *Ensete* Horan. *Kew bull.*, p. 97-105.
- , 1947b. — *Id.*, II. The genus *Musa* L. *Ibid.*, p. 106-117.
- , 1948. — *Id.*, III. Critical note on species. *Ibid.*, p. 11-28 et p. 145-157.
- CHEESMANN (E. E.), DODDS (K. S.), 1942. — Genetical and cytological studies of *Musa*. IV. Certain triploid clones. *J. Genet.*, 43, p. 162-177.

- CHEESMANN (E. E.), LARTER (J. N. H.), 1935. — Chromosome numbers in the Musaceae. *Ibid.*, 30, p. 31-52.
- DODDS (K. S.), 1943. — Genetical and cytological studies of *Musa*. V. Certain edible diploids. *J. Genet.*, 45, p. 113-138.
- , 1945. — In DARLINGTON (C. D.), JANAKI AMMAL (E. K.), 1945.
- DOULAT (E.), 1946. — Structure nucléaire du *Strelitzia reginae* Ait. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 223, p. 1168-1170.
- EICHHORN (A.), FRANQUET (R.), 1934. — Sur le noyau du *Musa Ensete* et sa division. *C.R. Soc. Biol., Paris*, 117, p. 1-653.
- JANAKI AMMAL (E. K.), 1945. — In DARLINGTON (C. D.), JANAKI AMMAL (E. K.), 1945.
- KOECHLIN (J.), 1965. — Musacées, in A. AUBREVILLE : Flore du Cameroun, 4, p. 9-15.
- KOUPRIANOVA (L. A.), 1955. — Données palynologiques sur la systématique des Bananiers. *C. R. Acad. Sc. U.R.S.S.*, 101, p. 1131-1133.
- LANE (I. E.), 1935. — Genera and generic relationships in Musaceae. *Mitt. Bot. Staatssamml. München*, 13, p. 114-131.
- NAKAI (T.), 1941. — Notulae ad plantas Asiae orientalis. XVI. *J. Jap. Bot.*, 17, p. 200-203.
- , 1948 a. — *Heliconiopsis Miquel*. *Bull. Tokyo Sc. Mus.*, 22, p. 21-22.
- , 1948 b. — A new attempt of the classification of Strelitziaceae Hutchinson with the description of new genus *Musidendron* proposed for *Urania amazonica*. *Ibid.*, 22, p. 22-24.
- PANCHO (J. V.), CAPINPIN (J. M.), 1959. — Cytotaxinomic study of the fiber-producing *Musa* in Philippines. I. Chromosome numbers in the section *Australimusa*. *The Philipp. Agric.*, 43, p. 397-407.
- RIDLEY (H. N.), 1926. — *Musa sumatrana* in the flora of the Mentawi Islands. *Kew Bull.*, p. 90.
- SCHUMANN (K.), 1900. — Musaceae in ENGLER (A.) : das Pflanzenreich, IV, 45 p. 1-45.
- SHEPHERD (K.), 1959. — Two new basic chromosome numbers in the Musaceae. *Nature*, 183, p. 1539.
- SIMMONDS (N. W.), 1953. — Classification of banans. A correction. *Kew Bull.*, 8, p. 574.
- , 1954 b. — Isolation in *Musa*, sections *Eumusa* and *Rhodochlamys*. *Evolution*, 8, p. 65-74.
- , 1960. — Notes on banana taxonomy. *Kew Bull.*, 14, p. 198-212.
- , 1962. — The evolution of the bananas. Longmans Green édit., Londres, p. 1-170.
- , 1966. — Bananas, 2<sup>nd</sup> edition, Longmans Green édit., Londres, p. 1-512.
- SIMMONDS (N. W.), DODDS (K. S.), 1947. — Persistence of a nucleolar remnant during meiosis in a diploid banana. *Ann. Bot., London*, nouv. sér., 11, p. 370-374.
- , 1949. — Meiosis in seeded diploids of *Musa*. *J. Genet.*, 49, p. 221-225.
- SIMMONDS (N. W.), SHEPHERD (K.), 1955. — The taxonomy and origins of the cultivated bananas. *J. Linn. Soc., London*, Bot., 55, p. 302-312.
- THOMAS (P. T.), 1945. — In DARLINGTON (C. D.), JANAKI AMMAL (E. K.), 1945.
- TISCHLER (G.), 1910. — Untersuchungen ueber die Entwicklung des Bananenpollens. *Arch. f. Zellf.*, 5, p. 622-670.
- TOMLINSON (P. B.), 1959. — An anatomical approach to the classification of Musaceae. *J. Linn. Soc., London*, Bot., 55, p. 779-809.
- , 1960. — The anatomy of *Phenakospermum*. *J. Arnold Arbor.*, 41, p. 287-297.
- VALMAYOR (R. V.), MENDOZA (E. M.), MILLARE (V. E.), 1956. — A cytological study of *Abaca* and its relatives. — *The Philipp. Agric.*, 40, p. 269-276.
- WHITE (P. R.), 1928. — Studies on Bananas. An investigation of the floral morphology and cytology of certain types of the genus *Musa*. *Zeits. f. Zellf.*, 7, p. 673-733.
- WILSON (G. B.), 1946 a. — Cytological studies of *Musa*. I. Meiosis in triploid clones. *Genetics*, 31, p. 241-258.
- , 1946 b. *Id.* II. Meiosis in some diploid clones. *Ibid.*, 31, p. 475-482.

## 3. Travaux se rapportant aux Zingibéracées.

- BANERJI (J.), 1940. — *J. Indian Bot. Soc.* [cité d'après SHARMA (A. K.) et BHATTACHARYYA (N. K.), 1959].
- BOEHM (K.), 1931. — Embryologische Untersuchungen an Zingiberaceen. *Planta* 14, p. 411-440.
- CHAKRAVORTI (A. K.), 1948. — *Sci. and Cult.*, 14, p. 137 [cité d'après DARLINGTON (C. D.) et WYLIE (A. P.), 1955].
- , 1952. — Proc. 39th Indian Sci. Congr., 3, p. 30.
- GREGORY (P. J.), 1936. — The floral morphology and cytology of *Elettaria cardamomum* Maton. *J. Linn. Soc., London, Bot.*, 40, p. 363-391.
- HOLTUM (R. E.), 1950. — The Zingiberaceae of the Malay Peninsula. *Gardens's Bull.*, 13, p. 1-249.
- JANAKI AMMAL (E. K.), 1945. — In DARLINGTON (C. D.), JANAKI AMMAL (E. K.), 1945.
- MALIK (C. P.), 1961. — Chromosome numbers in some Indian angiosperms Monocotyledons. *Sci. and Cult.*, 27, p. 197-198.
- MORINAGA (T.), FUKUSHIMA (E.), KANO (T.), MARYMA (Y.), YAMASAKI (Y.), 1929. — Chromosome numbers of cultivated plants. II. *Bot. Mag. Tokyo*, 43, p. 589-594.
- RAGHAVAN (R. S.), ARORA (C. M.), 1958. — Chromosome numbers in Indian medicinal plants. II. *Proceed. Indian Acad. Sc., sér. B.*, 47, p. 352-358.
- RAGHAVAN (T. S.), VENKATASUBBAN (K. R.), 1943. — Cytological studies in the family Zingiberaceae with special reference to chromosome numbers and cyto-taxinomy. *Ibid.*, ser. B., 17, p. 119.
- RAMCHANDRAN (K.), 1961. — Chromosome numbers in the genus *Curcuma* Linn. *Curr. Sc.*, 30, p. 193-196.
- SCHUMANN (K.), 1904. — Zingiberaceae in ENGLER (A.) : das Pflanzenreich, IV, 46, p. 1-458.
- SUGIURA (T.), 1928. — Chromosome numbers in some higher plants. I. *Bot. Mag. Tokyo*, 42, p. 553-556.
- , 1931. — A list of chromosome numbers in angiospermous plants. *Ibid.*, 45, p. 353-355.
- , 1936. — Studies on the chromosome numbers in higher plants with special reference to cytokinesis. I. *Cytologia*, 7, 544-595.
- TAKAHASHI (K.), 1931. — In DARLINGTON (C. D.), JANAKI AMMAL (E. K.), 1945.
- TOMLINSON (P. B.), 1956. — Studies in the systematic anatomy of Zingiberaceae. *J. Linn. Soc. London, Bot.*, 55, p. 547-592.

## 4. Travaux se rapportant aux Cannacées.

- BELLING (J.), 1921. — The behaviour of homologous chromosomes in a triploid *Canna*. *Proceed. Nat. Acad. Sc. Washington*, 7, p. 197-201.
- , 1925. — Chromosomes of *Canna* and *Hemerocallis*. *J. Heredity*, 16, p. 465-466.
- , 1927. — In litt., d'après TISCHLER (G.), 1931.
- GREDOIRE (V.), 1912. — Les phénomènes de la métaphase et de l'anaphase dans la caryocinèse somatique à propos d'une interprétation nouvelle. *Ann. Soc. Sc., Bruxelles*, 36, p. 339-370.
- HEITZ (E.), 1927. — In TISCHLER (G.), 1927.
- HONING (J. A.), 1923. — *Canna* crosses. I. *Mededeel. v. den Landbouwhogeschool, Wageningen*, 26, p. 1-56.
- , 1928. — *Ibid.*, 32, p. 1 [cité d'après DARLINGTON (C. D.) et JANAKI AMMAL (E. R.), 1945].
- KRACAUER (P.), 1930. — Die Haploidgeneration von *Canna indica* L. *Dissert. Berlin*, p. 1-40.
- KRANTZLING (F.), 1912. — *Cannaceae* in ENGLER (A.) : das Pflanzenreich, IV, 47, p. 1-77.
- KOERNICKE (M.), 1904. — Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. *Ber. deutsch. botan. Gesell. Generalversammlung*, 21, p. 66-134.

- KUWADA (Y.), 1918. — In TISCHLER (G.), 1921-1922 : Allgemeine Pflanzenkaryologie. In LINSBAUER (K.) : Handbuch der Pflanzenanatomie, Bornträger édit. Berlin.
- OFFERLINS (K. J. M.), 1935. — Dissertat., Utrecht. [cité d'après TISCHLER (G.), 1938].
- , 1938. — Meiosis in the pollen mother cells of *Canna glauca* « pure yellow », *Genetica*, 20, p. 59-65.
- OOMEN (H. C. J.), 1948. — Polyploidy in *Canna*. Thèse gravenhague Martinus Nyhoff, p. 1-54.
- SCHAEDE (R.), 1928. — Ueber das Verhalten des Nucleolus während der Kernteilung. *Protoplasma*, 5, p. 41-54.
- TOKUGAWA (Y.), KUWADA (Y.), 1924. — Cytological studies on some garden varieties of *Canna*. *Jap. J. Bot.*, 2, p. 157-173.
- TOMLINSON (P. B.), 1960. — The anatomy of *Canna*. *J. Linn. Soc., London*, 56, p. 467-473.
- WIEGAND (K. M.), 1900. — Development embryosac in some monocotyledonous plants. *Bot. Gaz.*, 30, p. 25-47.
- WINKLER (H.), 1930. — *Cannaceae* in ENGLER (A.), PRANTL (K.) : die natürlichen Pflanzenfamilien, 2<sup>e</sup> édit., 15 a, p. 640-654.

##### 5. Travaux se rapportant aux *Marantacées*.

- BOENICKE (L. von), 1911. — Zur Kenntnis der Prophasen der heterotypischen Teilung einiger Pollenmutterzellen. *Ber. Deut. bot. gesel.*, 29, p. 59-65.
- GADELLA (T. W. J.), KLIPHUIS (E.), 1964. — Chromosome numbers of some flowering plants collected in Surinam. *Act. bot. Neerl.*, 13, p. 432-433.
- JANAKI AMMAL (E. K.), 1944. — In DARLINGTON (C. D.), JANAKI AMMAL (E. K.), 1945.
- LOESENER (T.), 1930. — *Marantaceae*, in ENGLER (A.), PRANTL (K.) : die natürlichen Pflanzenfamilien, 2<sup>e</sup> édit., 15 a, p. 654-693.
- MANGENOT (S.), MANGENOT (G.), 1957. — Nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique occidentale. *Bull. Jard. Bot. Bruxelles*, 27, p. 639-654.
- , 1958. — Deuxième liste de nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique occidentale. *Ibid.*, 28, p. 315-329.
- MIEGE (J.), 1960. — Troisième liste de nombres chromosomiques d'espèces d'Afrique occidentale. *Ann. Fac. Sc. Univ. Dakar*, 5, p. 75-86.
- SCHUMANN (K.), 1902. — *Marantaceae* in ENGLER (A.) : das Pflanzenreich, IV, 48, p. 1-184.
- SHARMA (A. K.), BHATTACHARYYA (N. K.), 1958. — Inconstancy in chromosome complements in species of *Maranta* and *Calathea*. *Proceed. Nat. Inst. Sci. India*, ser. B, 24, p. 101-117.
- SUESSENGUTH (K.), 1920. — Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. *Beih. Bot. Zbl.*, 38, Abt. 2, p. 1-79.
- , 1931. — Bemerkungen zur meiotischen and somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen. *Flora*, 114, p. 313-328.
- TOMLINSON (P. B.), 1961. — Morphological and anatomical characteristics of the *Marantaceae*. *J. Linn. Soc., London, Bot.*, 58, p. 55-78.



PLANCHE IX. — Musacées

*Strelitzia reginae* : 1. Noyau interphasique, 8. Plaque équatoriale; *Ravenala madagascariensis* : 2. Noyau interphasique, 7. Plaque équatoriale; *Heliconia nutans* : 3. Noyau interphasique, 10. Plaque équatoriale; *Heliconia humilis* : 4 a. Noyau interphasique, 4b. Prophase moyenne, 9. Plaque équatoriale; *Eusete gillettii* : 5a. Noyau interphasique, 5b. Prophase, 11. Plaque équatoriale; *Musa sumatrana* : 6a. Noyau quiescent, 6b. Noyau interphasique, 12. Plaque équatoriale.

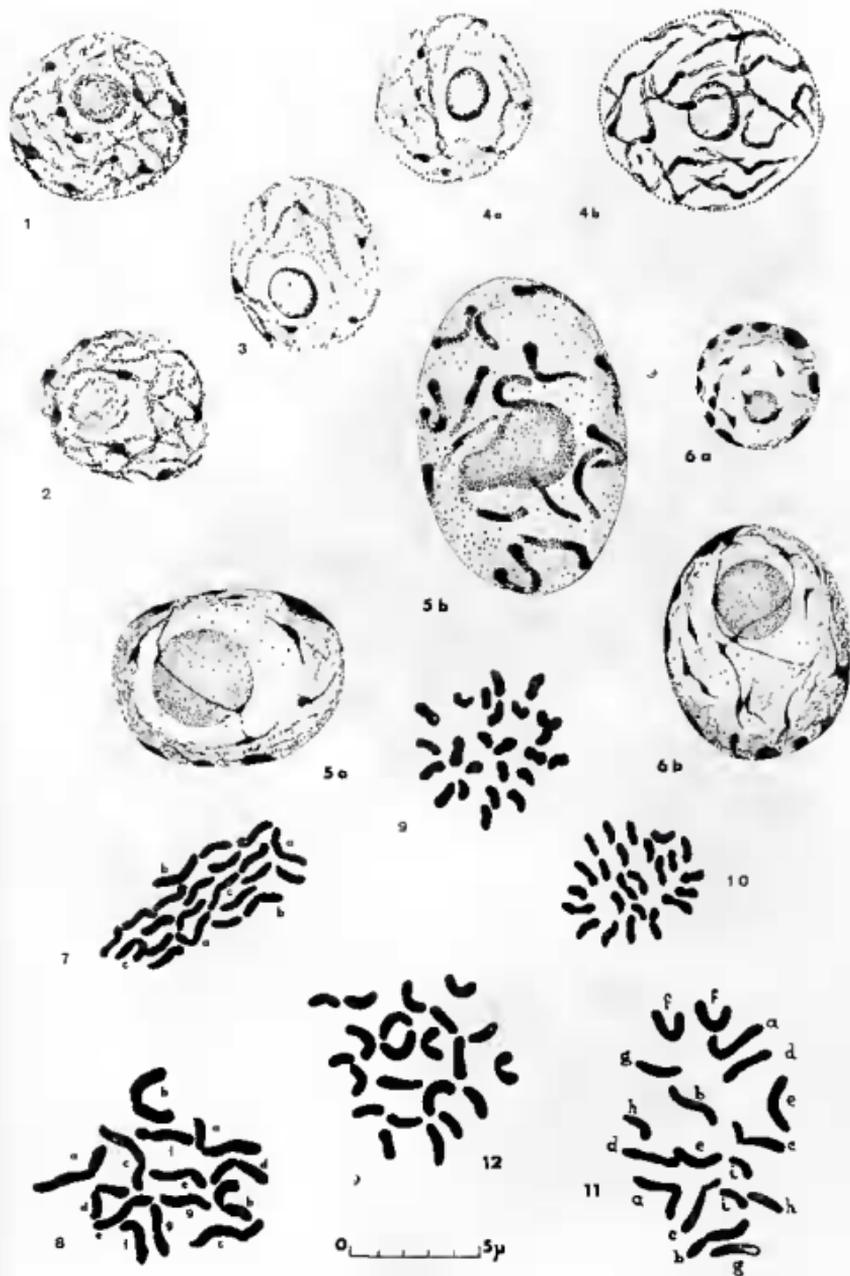


PLANCHE X. — Zingibéracées

Plaques équatoriales : 1. *Hedychium maximum*; 2. *Kaempferia involucreta*; 3. *Roscoea purpurea*; 4. *Zingiber officinale*; 5. *Aframomum granum paradisi*; 6. *Elettaria cardamomum*; 7. *Burridgea schizocheila*; 8. *Alpinia coerulea*; 9. *Costus Lucanusianus*.

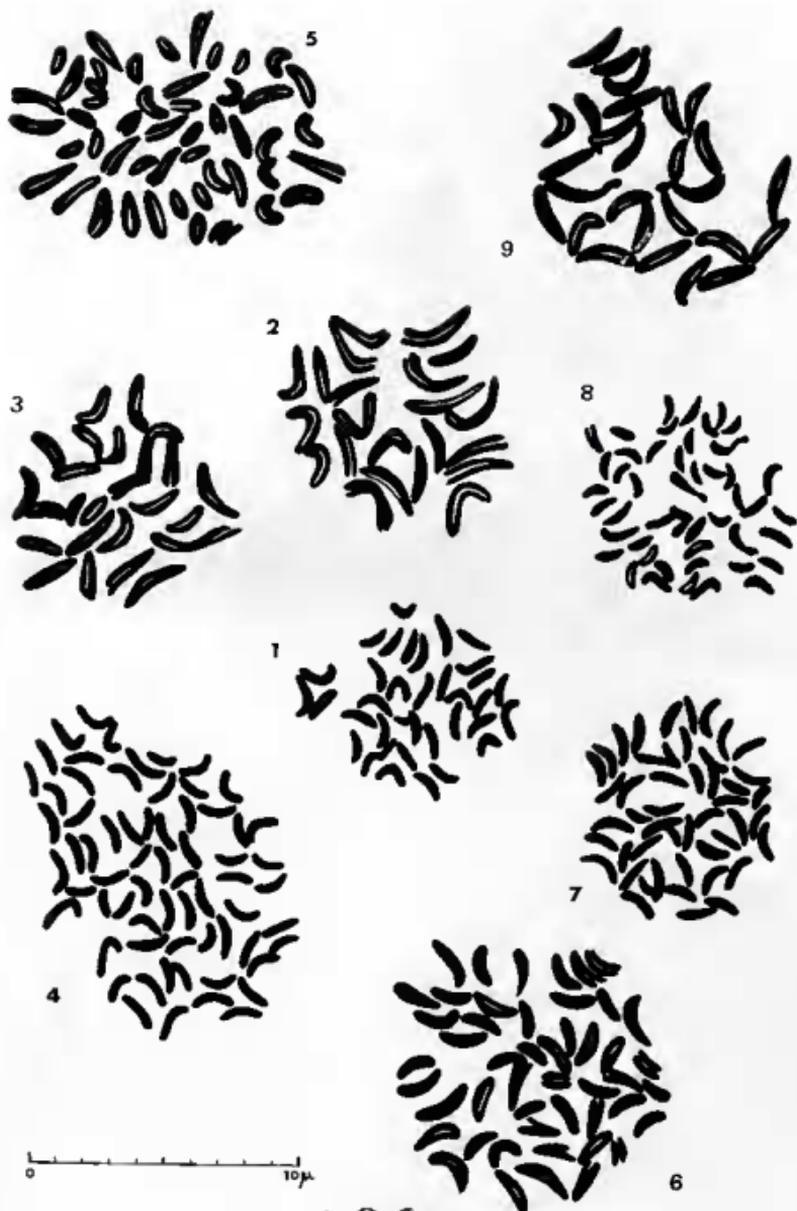


PLANCHE XI. — Zingibéracées

*Aframomum granum paradisi* : 1a. Noyau interphasique, 1b. Noyau quiescent, 1c. Prophase avancée; *Roscoea purpurea* : 2. Fin de prophase; *Alpinia coerulea* : 3a. Noyau interphasique, 3b. Prophase; *Hedychium maximum* : 4. Noyau interphasique-fusion de deux nucléoles.

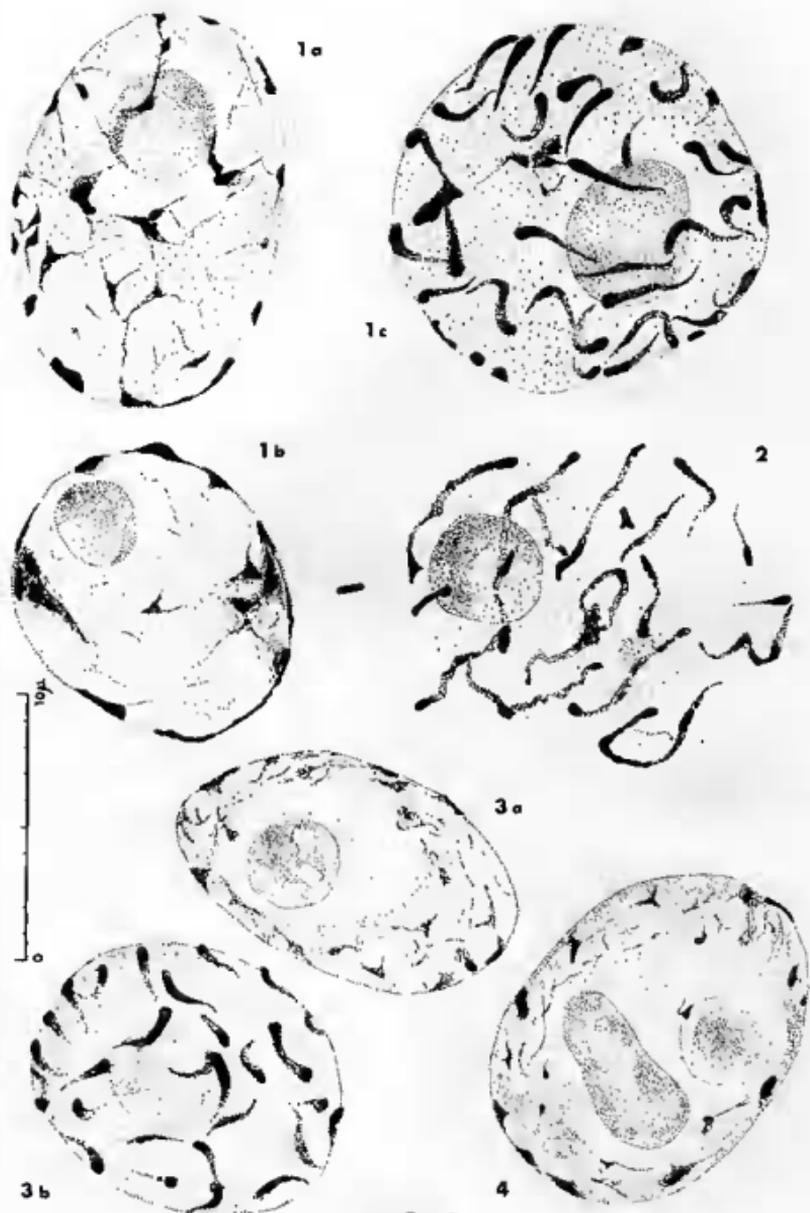


PLANCHE XII. — Zingibéracées

*Costus Lucanusianus* : 1a. Noyau interphasique, 1b. Début de prophase, 1c. Fin de prophase, 1d. Noyau quiescent, 1e. Anaphase; *Kaempferia involucrata* : 2a. Noyau interphasique, 2b. Noyaux télophasiques.

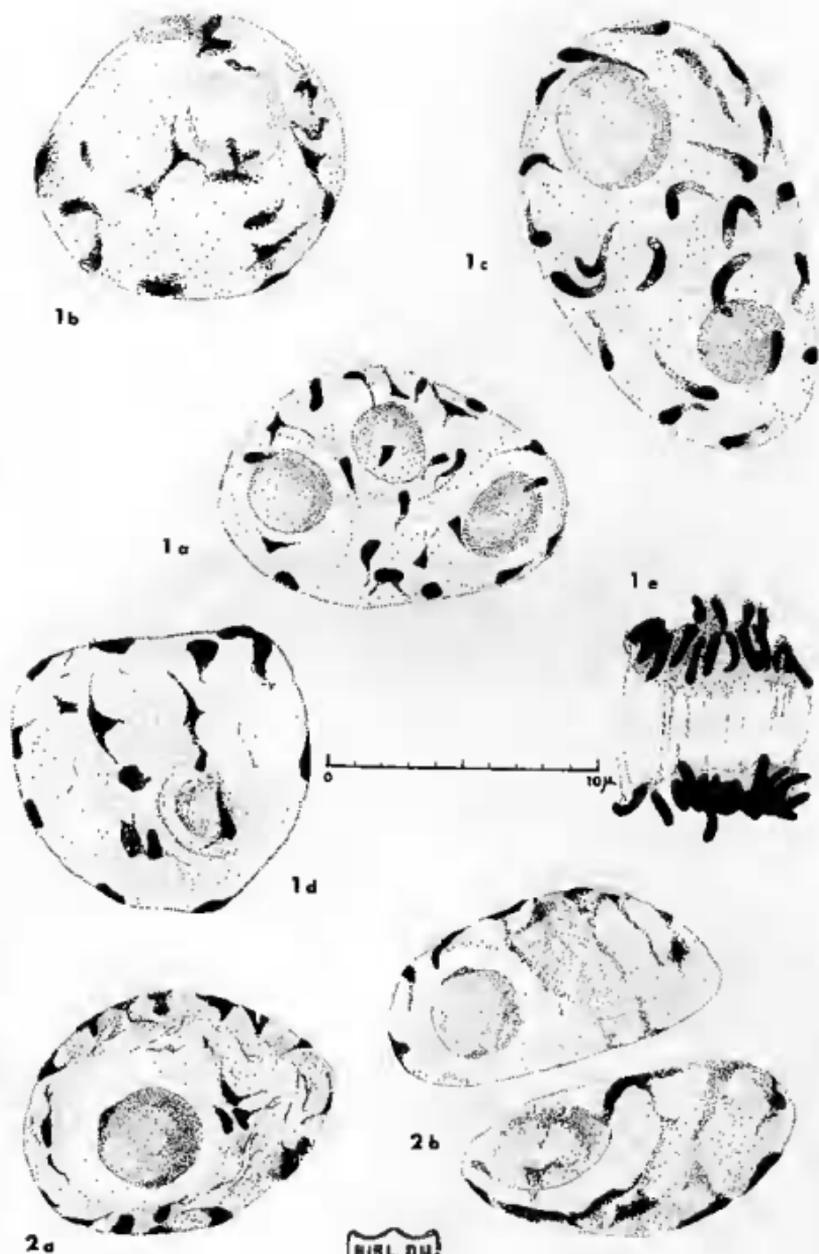


PLANCHE XIII. — Zingibéracées, Cannacées, Marantacées

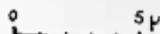
*Globba Winnitei* : 1. Plaque équatoriale; *Globba Schomburkii* : 2. Plaque équatoriale; *Canna hortensis* cultivar. Boucharlat : 3. Plaque équatoriale, 5. Noyau interphasique; *Canna indica* : 4. Plaque équatoriale; *Phrynium capitatum* : 6. Plaque équatoriale; *Ctenanthe Lubersiana* : 7. Plaque équatoriale; *Ischnosiphon bambusaceus* : 8. Plaque équatoriale.



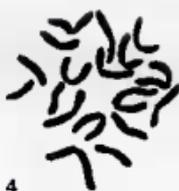
1



2



3



4



5



6



7



8



PLANCHE XIV. — Marantacées

Plaques équatoriales : 1. *Marantochloa cuspidata*; 2. *Calathea virginalis*; 3. *Calathea Lindeniana*; 4a. Plaque montrant 28 chromosomes; 4b. Plaque n'en montrant que 14 chez le *Calathea ornata*; 5. *Calathea Bachemiana*; 6. *Calathea Makoyana*; 7. *Calathea musaica*; 8. *Maranta leucaneura* var. *massangeana*; 9. *Maranta depressa*; 10. *Stromanthe Portiana*; 11. *Stromanthe amabilis*.



PLANCHE XV. — Marantacées

*Marantochloa cuspidata* : 1a. Prophase, 1b. Noyau interphasique; *Calathea virginalis* : 2a. Noyau interphasique, 2b. Début de prophase, 2c. Prophase, 2d. Fin de prophase, 2e. Anaphase; *Calathea Lindeniana* : 3a. Noyau interphasique, 3b. Début de prophase; *Calathea ornata* : 4a. Noyau interphasique, 4b. Prophase; *Calathea Bachemiana* : 5a. plaque équatoriale (vue latérale), 5b. Début d'anaphase; *Calathea Makoyana* : 6 a. noyau interphasique, 6b. Prophase.

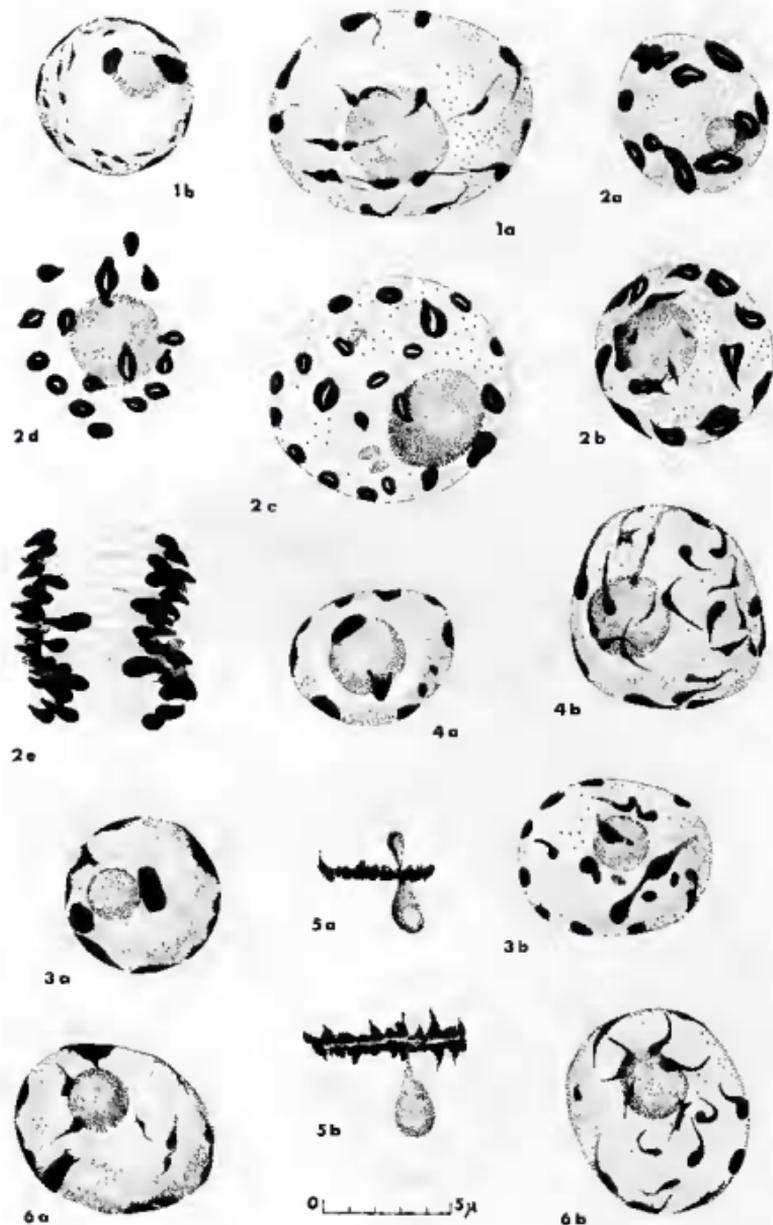


PLANCHE XVI. — Marantacées.

*Calathea undulata* : 1a. Noyau interphasique, 1b. Prophase; *Calathea musaica* : 2a. noyau interphasique, 2b. Prophase; *Marania leuconeura* var. *Massangeana* : 3a. Noyau interphasique, 3b. Noyau quiescent, 3c. Début de prophase; *Stromanthe Porteana* : 4 a. Noyau interphasique, 4b. Prophase; *Phrynium capitatum* : 5. noyau interphasique; *Ctenanthe Lubbersiana*; 6a. Noyau interphasique, 6b. Prophase, *Ischnosiphon bambusaceus*; 7. Noyau interphasique.

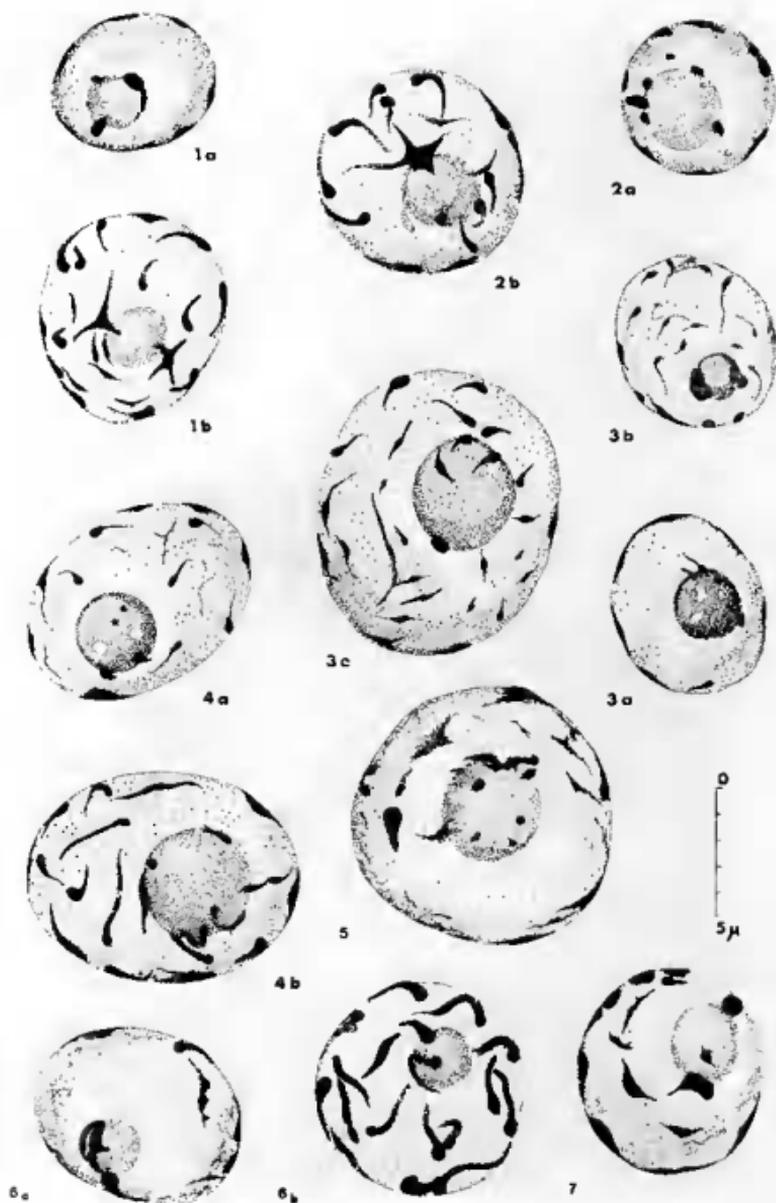


PLANCHE XVII. — Photographies

Musacées. — *Ravouala madagascariensis* : 1. Plaque équatoriale; *Strelitzia reginae* : 2. Plaque équatoriale; *Heliconia nutans* : 3. Plaque équatoriale; *Heliconia humilis* : 4. Plaque équatoriale.

Cannacées. — *Canna indica* : 5. Plaque équatoriale; *Canna hortensis* : 6. Plaque équatoriale, 7. Noyau interphasique et prophase moyenne.

Les photographies 3, 5 et 6 sont composées à partir de deux photographies de la même plaque.

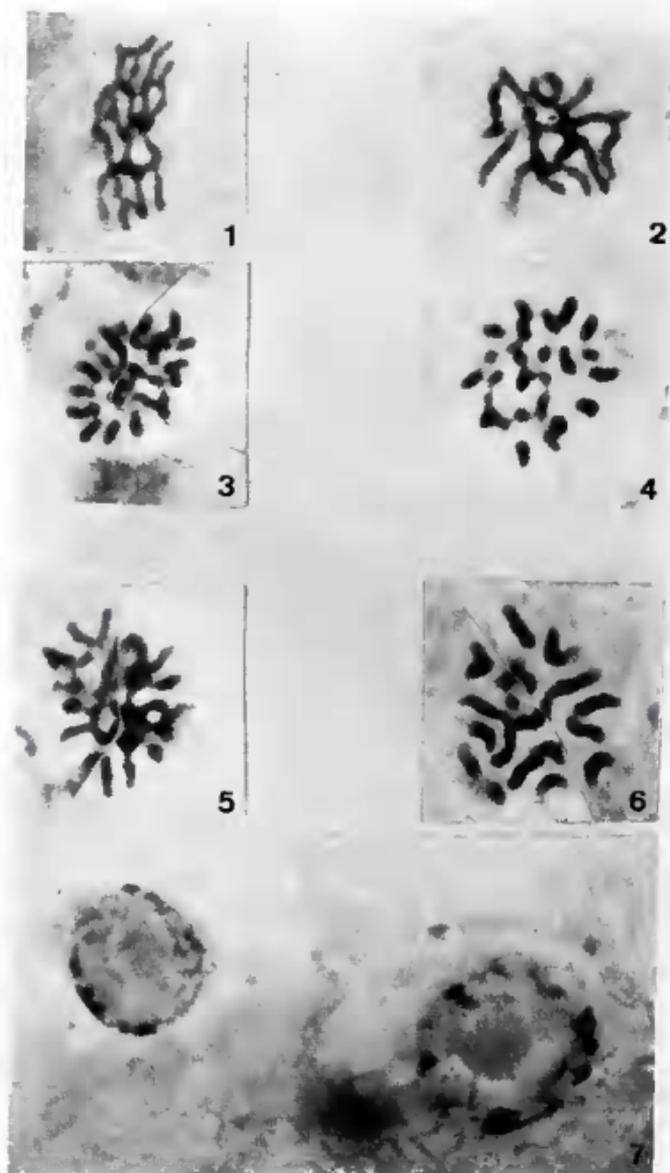


PLANCHE XVIII. — Photographies

Zingiberacées. — *Cosmos Lucanusianus* : 1, 2 et 3. Plaques équatoriales; *Alpinia coerulea* : 4. Plaque équatoriale; *Aframomum granum paradisi* : 5. Noyau interphasique et plaque équatoriale, 6 et 7. Plaques équatoriales, 8. Fin d'anaphase; *Kaempferia involuerata* : 9. Plaque équatoriale; *Roscoea purpurea* : 10. Noyau interphasique et plaque équatoriale, 11 et 12. Plaques équatoriales.

Les photographies 3 et 6 sont composées à partir de deux photographies de la même plaque.

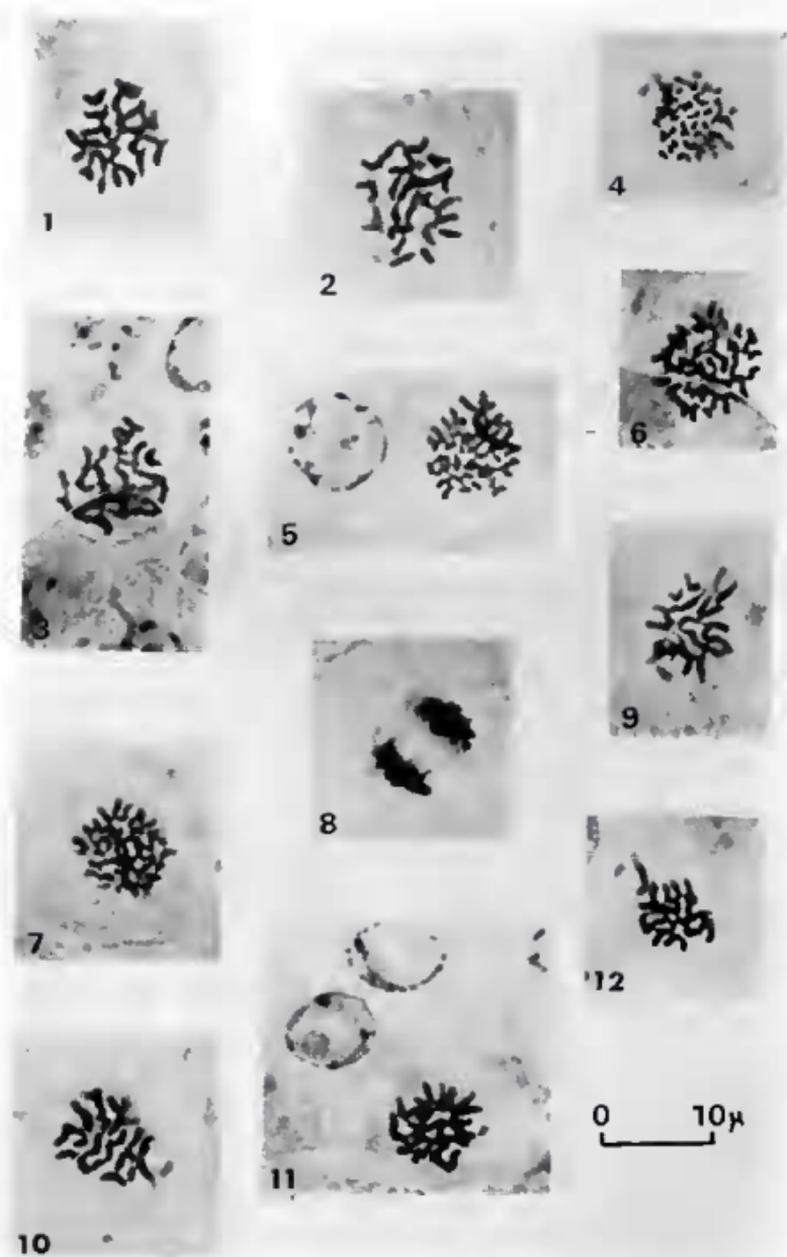


PLANCHE XIX. — Photographies

Marantacées. — *Marantochloa enspidata* : 1, plaque équatoriale; *Calathea virginalis* : 2a et 2b, plaques équatoriales, 2c, noyau interphasique; *Calathea ornata* : 3a, plaque équatoriale à 28 chromosomes, 3b, plaque équatoriale à 14 chromosomes; *Maranta depressa* : 4, plaque équatoriale; *Stromanthe Porteana* : 5a, plaque équatoriale, 5b, plaque équatoriale partielle (2 chromosomes sont dans un autre plan) sur laquelle on peut voir (à gauche) l'un des chromosomes *a* avec son satellite.

Musacées. — *Ensete Gilletii* : 6a et 6b. Plaques équatoriales; *Musa sumatrana* : 7. Plaque équatoriale.

